506
ZO
v. 45
cop. 2
te Collection
of Illinois Library

ABHANDLUNGEN
DER
K. K. ZOOL.-BOTAN. GESELLSCHAFT IN WIEN.
BAND IV, HEFT 5.

DER BLÜTENBAU
DER
ZYGOMORPHEN RANUNCULACEEN
UND SEINE BEDEUTUNG
FÜR DIE
STAMMESGESCHICHTE DER HELLEBOREEN

VON

RUDOLF SCHRÖDINGER

THE LIBRARY OF THE
APR 17 1940
UNIVERSITY OF ILLINOIS

MIT 95 ORIGINALZEICHNUNGEN
IN 24 TEXTFIGUREN

EINGEREICHT AM 30. JUNI 1909. — AUSGEGEBEN AM 22. SEPTEMBER 1909

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1909.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java.

Von Dr. **W. Detmer,**
Professor an der Universität Jena.

Mit einer Tafel.

1907. Preis: 2 Mark 50 Pf., geb. 3 Mark 50 Pf.

Inhalt: 1. Ueber einige wirtschaftliche Verhältnisse Javas. 2. Das Produktionsvermögen der Pflanzen und klimatische Verhältnisse in Java und Mitteleuropa. 3. Einiges über den Boden Javas. 4. Der Reisanbau der Eingeborenen Javas. 5. Die Kultur des Teestrauches nebst Bemerkungen über die „Indigofrage" in Java. 6. Die Kultur des Kakaobaumes auf Java. 7. Die Kultur des Fieberrindenbaumes auf Java. 8. Der botanische Garten zu Buitenzorg. 9. Vergleichende physiognomische Studien über brasilianische und javanische Urwälder. 10. Vergleichende Beobachtungen über Stärke- und Zuckerblätter tropischer sowie einheimischer Pflanzen. 11. Beobachtungen über Transpiration der Pflanzen in Java und Jena. 12. Kautschukgewinnung in Singapore.

Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien.

Ein Beitrag zur Beleuchtung schwebender Selektionsfragen.

Von **W. Johannsen,**
Prof. d. Pflanzenphysiologie a. d. Kgl. dän. landwirtschaftl. Hochschule in Kopenhagen.

1903. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Wiener landwirtschaftl. Zeitung Nr. 85 vom 24. Oktober 1903, Jahrg. 53:

Das kleine, aber inhaltreiche Werk stellt vor allem einen hochbedeutsamen Fortschritt in der Lehre von der Zuchtwahl oder Selektion dar. . . .

Elemente der exakten Erblichkeitslehre.

Deutsche wesentlich erweiterte Ausgabe in
fünfundzwanzig Vorlesungen
von **W. Johannsen,**
ord. Prof. der Pflanzenphysiologie an der Universität Kopenhagen.

Mit 31 Figuren im Text. 1909. Preis: 9 Mark, geb. 10 Mark.

Vorträge
über
botanische Stammesgeschichte
gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden.

Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik von Dr. **J. P. Lotsy.**

Erster Band:

Algen und Pilze. Mit 430 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Syphonomycetes. 5. Multizelluläre monoenergide Isokonten. 6. Stephanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Pletascieae. 21. Pyrenomyceten und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellineae. 25. Eutuberaceae. 26. Exoascineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. u. 2. Teil. Charphyten. Namenregister. Sachregister.

Zweiter Band:

Cormophyta zoidogamia. Mit 553 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 24 Mark.

ABHANDLUNGEN
DER
K. K. ZOOL.-BOTAN. GESELLSCHAFT IN WIEN.
BAND IV, HEFT 5.

DER BLÜTENBAU
DER
ZYGOMORPHEN RANUNCULACEEN
UND SEINE BEDEUTUNG
FÜR DIE
STAMMESGESCHICHTE DER HELLEBOREEN

VON

RUDOLF SCHRÖDINGER

THE LIBRARY OF THE
APR 17 1940
UNIVERSITY OF ILLINOIS

MIT 95 ORIGINALZEICHNUNGEN
IN 24 TEXTFIGUREN

EINGEREICHT AM 30. JUNI 1909. — AUSGEGEBEN AM 22. SEPTEMBER 1909

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1909.

ALLE RECHTE VORBEHALTEN.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena — 3607

506
ZO
V.45

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung . . . . . 1—2

I. Der Bau der zygomorphen Ranunculaceenblüten . . . . . 3—30

A. Die verschiedenen Formen der Blüteneinrichtung . . . . . 3—10
B. Der Bau der Nektarien und die Homologie der Kronblätter . . . . . 11—19
C. Der taktische Aufbau der Blüten . . . . . 19—27
D. Die Delphinieen als Tribus und ihre Beziehungen zu *Nigella* . . . . . 28—30

II. Die Auffassung der Ranunculaceenblüte in Blütenmorphologie und Systematik . . . . . 31—37

a) Alexander Braun (1858) . . . . . 31—32
b) Eichler (1878) . . . . . 32—34
c) Prantl (1891) . . . . . 34—36
d) Delpino (1899) . . . . . 36—37

III. Entwicklungswege bei den Helleboreen . . . . . 37—52

A. Die Perianthe . . . . . 39—41
B. Die Sexualformationen . . . . . 41—44
C. Die Honigblätter der Primitiven . . . . . 44—45
D. Alternisepale Honigblattkronen . . . . . 45—49
E. Episepale Honigblattkronen . . . . . 49—52

Abschluss . . . . . 53—56

Tabelle I. Die Blütenformen der Helleboreen 57
„ II. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Helleboreengattungen . . . . 58—59
„ III. Die Laubblattformen der Helleboreen 60
Literatur 61
Register der Gattungen und Arten . . . . . 62—63

Digitized by the Internet Archive
in 2015

https://archive.org/details/abhandlungenderk4519kais

Der erste Hauptabschnitt dieser Schrift bemüht sich, ein möglichst vollständiges und tatsachentreues Bild von dem Bau der zygomorphen Ranunculaceenblüte zu geben. Drei Momente standen im Vordergrund meines Interesses: die ziemlich stark vernachlässigte Morphologie der Honigblätter, dann der taktische Aufbau der *Consolida*-Blüte, über den eine Einigung der Meinungen bisher nicht zu erzielen war, endlich die Charakterisierung und Abgrenzung der Gattungen, die auch heute noch gewöhnlich in einer Weise dargestellt wird, als kännten wir nicht einige hundert aus fast allen Teilen der Erde stammende Arten, sondern nur die wenigen, in Europa gemeinen Formen.

Ich habe diesen Teil meiner Arbeit ohne jede theoretische Endabsicht begonnen und auch vollendet.

Erst als meine Studien über den Bau der zygomorphen Blüten abgeschlossen waren, und ich anfing, über die Beziehungen der zygomorphen Sippe zu anderen Sippen nachzudenken, wurde ich in die Notwendigkeit versetzt, mir eine Vorstellung von der primitiven Ranunculaceenblüte zu bilden. Was ich hierüber in der Literatur vorfand, namentlich bei Eichler, dessen Auffassung allem Anschein nach ziemlich allgemein akzeptiert ist, schien mir mit den Erfahrungen, die ich an den zygomorphen Blüten gemacht hatte, ziemlich unverträglich zu sein. Je eingehender ich diese Blüten mit denen anderer Ranunculaceen verglich, desto unannehmbarer wurde mir die von Eichler überkommene Lehre, desto mehr kam ich auch zu der Ueberzeugung, dass gerade der Bau der zygomorphen Blüten die beste Gelegenheit bietet, die einschlägigen Verhältnisse zu studieren.

So entschloss ich mich denn, im engsten Anschluss an eine ausführliche Darstellung der Delphinieenblüte, ja aus ihr heraus den Versuch zu wagen, die Eigenart und die Entwicklungswege der Ranunculaceenblüte aufzuhellen. Wenn ich mich bei diesen theoretischen Erörterungen möglichst auf den Formenkreis beschränkte, dem die Delphinieen zunächst angehören, auf den Formenkreis der Helleboreen, so befolgte ich nur ein Gebot der Vorsicht. Ich über-

lasse es der Zukunft, wie weit sich meine Weise, die Dinge anzusehen, auch bei den Anemoneen bewährt. Gewiss werden auch im engeren Kreis der Helleboreen meine Ergebnisse an dieser oder jener Stelle noch einer Korrektur bedürfen. Dess bin ich ganz gewärtig; den eingeschlagenen Weg aber halte ich für richtig.

Als hauptsächlichste Grundlage für meine Studien diente mir das überaus reiche Herbarmaterial der Wiener Sammlungen, insbesondere des Wiener Hofmuseums und des Botanischen Instituts der Wiener Universität. Soweit es anging, wurde natürlich auch frisches Material herangezogen.

Die in der Literatur niedergelegten Nachrichten wurden, soweit sie einer Nachuntersuchung aus irgend einem Grunde nicht zugänglich waren, auf den Grad ihrer Zuverlässigkeit und Eindeutigkeit sorgfältig geprüft. — Um dem Verdachte zu begegnen, ich hätte vielleicht diese oder jene für meine eigene Darstellung minder bequeme Nachricht absichtlich beiseite geschoben, habe ich dort, wo es sich um kritische Fragen handelt, das von mir nicht verwertete Nachrichtenmaterial in kurzen Anhängen mitgeteilt und, wo es notwendig schien, auch kritisch erörtert.

In die Literaturübersicht wurden absichtlich nur solche Werke aufgenommen, welche mit den hier behandelten prinzipiellen Fragen sich beschäftigen oder zur Lösung derselben wertvolles Material beibringen.

In den am Schlusse angefügten tabellarischen Zusammenstellungen war ich bemüht, die wichtigsten Ergebnisse möglichst anschaulich darzustellen.

Die beigegebenen Figuren sind alle mit dem Abbeschen Apparat direkt nach den Objekten gezeichnet; auch den schematisierten Diagrammen liegen Naturaufnahmen zu Grunde. Nur bei dem Diagramm I hielt ich mich an eine Hofmeistersche Zeichnung.

Wien, Mai 1909.

I. Der Blütenbau bei den zygomorphen Gattungen.

Wir ordnen unsere Studien am besten so, dass wir die zygomorphen Blüten zunächst rein makroskopisch betrachten und den intimeren Feinheiten im Bau und in der Stellung der Organe erst später unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

Schon auf dieser ersten Stufe unserer Untersuchung werden wir erkennen, dass mit den herkömmlichen zwei Gattungen kein Auslangen zu finden ist, dass wir vielmehr drei generisch selbständige Artsippen unterscheiden müssen: *Aconitum, Delphinium* und *Consolida*. Es kann die Uebersichtlichkeit nur fördern, wenn ich gleich von Anfang an den Namen *Delphinium* auf die drei De Candolleschen Sektionen *Staphisagria, Delphinastrum* und *Delphinellum* einschränke, die Sektion *Consolida* D. C. aber als Gattung behandle.

Von diesen drei Gattungen ist *Delphinium* morphologisch am besten aufgeklärt. Wir werden es in allen Stadien der Untersuchung den anderen Gattungen voranstellen.

A. Die zygomorphe Blüteneinrichtung.

a) *Delphinium.*

Androeceum und Gynoeceum der *Delphinium*-Blüte sind spiralig gebaut und zeigen keinerlei Symmetrieverhältnisse. Die Zygomorphie beruht nur auf der eigentümlichen Ausbildung von Kelch und Krone. Der Kelch stellt dem Grundplan nach einen quincuncialen Quirl vor, in der bei Dicotylen häufigsten Stellung, mit dem zweiten Sepalum median-hinten. Eben dieses ist hier spornig ausgesackt.

Viel eigenartiger ist der Bau der Krone (Diagr. I u. II, p. 23). Deutlich ausgebildete Blumenblätter stehen nur in der oberen Hälfte der Blüte. Payer hat aber für *D. Staphisagria* (1854, p. 250), Hofmeister für *D. elatum* (1868, p. 458, Fig. 81) nachgewiesen, dass die Krone, der Anlage nach, aus 8 Blättern besteht. Die 8 Kronprimordien sind den 5 Sepalen zum Teil einzeln, zum Teil in Paaren superponiert. Die Paare stehen vor den 3 älteren Sepalen *(S 1, 2, 3)*, die einzelnen vor den 2 jüngeren.

Von diesen 8 Anlagen bleiben die 4 in der unteren Blütenhälfte *(P 1, 4, 3, 6)* entweder ganz latent oder sie entwickeln sich nur zu schmalen, kaum filamentlangen, funktionslosen Blättchen. So schön und der Zahl nach so vollständig wie bei *D. anthriscifolium* findet man sie selten (Fig. 1 c, e).

Die 4 Kronblätter der oberen Blütenhälfte *(P 7, 2, 5, 8)* sind stets funktionsfähig ausgebildet, aber von zweierlei Gestalt. Je zwei zur Medianachse symmetrisch stehende bilden ein gleichartig entwickeltes Paar. Die beiden median hinten vor *S 2* stehenden *(P 2, 5)* sind knapp über der Basis in einen Honigsporn ausgezogen (Fig. 1 a). Ihre Spreiten sind

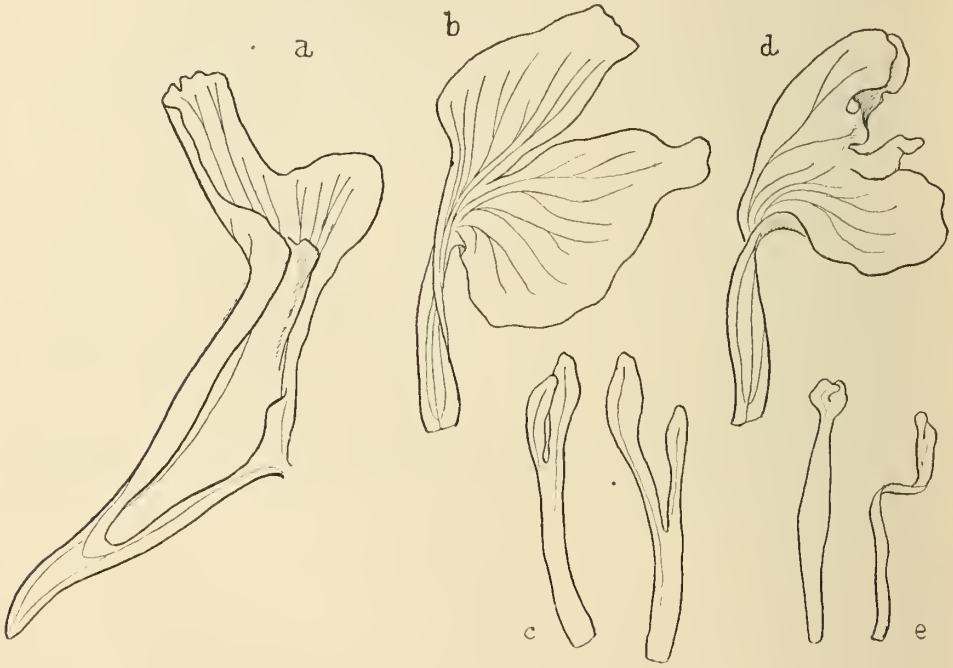


Fig. 1. *Delphinium anthriscifolium* Hance. Analyse der Corolle (+ 6). a rechtes Spornpetal, b, d rechtes und linkes Seitenpetal, c, e reduzierte Kronblättchen in der unteren Blütenhälfte.

kräftig entwickelt und ragen aus dem Kelchsporn hervor; die Sporne hingegen sind gemeinsam in den Kelchsporn versenkt. An der Seite, mit der die beiden Blätter aneinander liegen, sind ihre Spreiten merklich schmäler, als auf der anderen, und die Sporne tief ausgeschnitten, so dass sie auf eine gute Strecke gegeneinander offen sind. Dadurch wird dem saugenden Insekt der Uebergang von einem Sporn zum anderen wesentlich erleichtert. Die beiden lateral hinteren Kronblätter *(7, 8)* sezernieren nicht, sind ungespornt und haben die Gestalt genagelter Blumenblätter. Durch eine eigentümliche, bei allen Arten gleichsinnig vollzogene Wendung ihres Nagels treten sie hart an die Spornkronblätter heran (Fig. 1 b, d).

§ Staphisagria (Fig. 2a). Im einfachsten Fall, bei den wenigen Arten der Sektion *Staphisagria* D. C. wird dadurch nicht viel mehr erreicht, als dass die seitlichen Petalen die morphologische Unterseite ihrer Platten als wirksamen Schauapparat gegen den Blüteneingang kehren. Ob sie in dieser Stellung auch schon zur Begrenzung des Honigzuganges etwas leisten, lässt sich ohne blütenbiologische Beobachtung schwer beurteilen. Viel wohl kaum. Jedenfalls liegt hier die rückständigste Blüteneinrichtung vor, der wir bei Delphinium begegnen.

Fig. 2. Die drei Sektionen von *Delphinium*. a *§ Staphisagria* D. C. (*D. Staphisagria*) (+ 3½); b *§ Delphinastrum* D. C. (*D. uncinnatum* Hook. et Th.) (+ 5); c *§ Delphinellum* D. C. (*D. peregrinum* L.) (+ 3½). Bei a und b je ein Spornpetal und das anliegende Seitenpetal sichtbar, bei c beide Spornpetala und beide Seitenpetala, das rechte (c') aber abgetrennt.

§ Delphinastrum (Fig. 2 b). Die Hauptmasse der *Delphinium*-Blüten gehört der Sektion *Delphinastrum* D. C. an, in deren vorgeschrittener Bestäubungseinrichtung die seitlichen Kronblätter eine hervorragende Rolle spielen. Sie treten hier nicht nur hart an, sondern direkt vor die Spreiten der Spornpetalen; dadurch verlängern sie die Saugröhre derart nach oben,

dass der Sporn nur für ein von oben anfliegendes Insekt zugänglich ist. Ihre nach vorn herabgeschlagenen Platten decken sich schützend über den Sexualapparat, ihre morphologischen Oberseiten, die oft mit schönen Haarbüscheln geschmückt sind, locken das Insekt auf die richtige Fährte und bieten ihm eine gute Anflugstelle. Zwischen ihren Nägeln bleibt ein Spalt frei, durch welchen die Staubblätter sich nach der Reihe ihres Reifens in die Saugröhre legen und so ihre Antheren dem saugenden Rüssel in den Weg stellen. Die einzelnen Arten der Sektion erreichen verschiedene Grade der Vollkommenheit in dieser Einrichtung; das Prinzip ist aber überall das gleiche.

§ Delphinellum (Fig. 2c). Etwas abweichend verhält sich die kleine Sektion *Delphinellum* D. C. Bei ihren nur im Mediterrangebiet verbreiteten Arten haben die Spornpetalen eine eigentümliche Ausbildung gefunden. Ihre grossen, fast nervenlosen Flügel umhüllen den Sexualapparat; durch eine scharfe Einziehung längs des Flügelansatzes wird die Verlängerung des Saugrohres hergestellt. Den Seitenpetalen ist hier ein Teil ihrer Funktionen abgenommen, sie leisten aber als Schauorgan und Anflugbrett wertvolle Dienste.

Jedenfalls ist für alle Delphinien charakteristisch, dass ihr Bestäubungsapparat durch das Zusammenwirken von Sporn und Seitenpetalen zustande kommt, und die einzelnen Sektionen unterscheiden sich sehr präzis durch die Art, wie bei ihnen die Seitenpetala verwendet werden [1]).

b) *Aconitum.*

Die helmige Form des unpaaren Kelchblattes, die man bei *Aconitum* gewöhnlich in erster Linie betont, ist für diese Gattung in keiner Weise kennzeichnend. Ihre verschiedenen Arten zeigen eine ganze Stufenfolge von echt helmigen bis zu echt spornförmigen Blättern, die denen von *Delphinium* an Schlankheit nicht das geringste nachgeben [2]). Auch die Stielung der Honigsporne ist an sich nicht wesentlich; Stielung der Honigblätter ist bei den Ranunculaceen ein uraltes Merkmal, das sich in den meisten Gattungen bei einem Teil der Arten erhalten hat, unter anderem auch bei *Del-*

1) Die Sache ist nicht so aufzufassen, als wenn die 3 Sektionen nur durch ihre Bestäubungseinrichtungen sich unterschieden. *Staphisagria* und *Delphinellum* nehmen noch durch andere Merkmale eine Sonderstellung ein: Wuchs 1—2-jährig; Seitenpetala stets kahl, nie an der Spitze zweispaltig, höchstens ausgerandet; Verbreitungsgebiet rein mediterran. Bei *Staphisagria* kommt noch hinzu: die freilich stets sehr kurze Stielung der Spornpetala (vergl. Fig. 2a) und die leichte Verwachsung der Kronblattränder an der Basis, endlich eine eigentümliche Samenform. Die Zusammenziehung von *Staphisagria* und *Delphinastrum* (Braun 1858, Prantl 1891) ist nicht zu billigen. Es fehlt jeder Anhaltspunkt dafür, sie mit den Delphinastren in nähere Beziehung zu setzen. Am allerwenigsten darf man die Staphisagrien als primitive Delphinastren auffassen. Wir können mit Sicherheit nur sagen, dass sie in der Ausbildung des Bestäubungsapparates am rückständigsten sind. — Die Sektion *Delphinastrum* (Wuchs ausdauernd) dürfte aus mehreren Sippen bestehen, die sich nur vorläufig nicht rein scheiden lassen.

2) Vergl. Reichb. Ill. spec. Aconiti gen., Tab. XXIX u. XLIV.

phinium[1]). Wesentlich ist, dass dieses Merkmal bei *Aconitum* in extremer Weise ausgebildet[2]) und in bestimmter Art für die Blüteneinrichtung ausgenützt ist. Die eigentlichen Spornblätter bleiben hier im Vergleich zu denen von *Delphinium* und *Consolida* sehr klein und werden an den lang entwickelten Stielen ganz in die Höhlung des unpaaren Kelchblattes versenkt, das hier nicht nur den Schutz des Honigapparates übernimmt, sondern auch den Zugang zu ihm regelt, der nur von vorn her über das Androeceum offen bleibt. Der Bestäubungsapparat setzt sich hier nicht aus Spornpetalen und Seitenpetalen, sondern aus den Spornpetalen und dem unpaaren Kelchblatt zusammen. In Korrelation damit kommen Seitenpetala nur verkümmert zur Entwicklung. Das Zustandekommen dieses Blütenapparates, durch den sich *Aconitum* von den beiden anderen zygomorphen Gattungen unterscheidet, beruht sichtlich auf einer abweichenden Entwicklungsrichtung. Während bei *Delphinium* und *Consolida* die Spreiten der Spornpetala gefördert wurden, die Stiele aber verkümmerten, ist hier gerade das Gegenteil eingetreten. Da Formübergänge gänzlich fehlen, scheint mir damit auch die Frage nach dem systematischen Rang der Sippe entschieden[3]). *Aconitum* ist gewiss keine Sektion von *Delphinium*, sondern eine längst selbständig gewordene Gattung.

c) *Consolida.*

Bei *Consolida* steht vor dem unpaaren Kelchblatt ein einzelnes Spornpetal. Da seine Spreite wie bei *Delphinium* aus dem Kelchsporn herausragt und seitliche Kronblätter wie bei *Aconitum* fehlen, ist dies Spornpetal für die Herstellung des Bestäubungsapparates auf sich allein angewiesen. Wenn man unseren Gartenrittersporn betrachtet, wo das Spornpetal ebenso reiche Seitenflügel besitzt, wie das von *Delphinellum*, und die hochragenden Endlappen einen prächtigen Schauapparat abgeben, dann erscheinen Seitenpetala hier ganz überflüssig, und man begreift es ganz wohl, wenn Prantl *Consolida* als vorgeschrittene Sektion von *Delphinium* bezeichnet (1887, p. 246). Damit scheint es auch in Einklang zu stehen, wenn Prantl das Vorhandensein nervenloser Flügel an den Spornpetalen bei *Consolida* als Sektionsmerkmal anführt (1891, p. 60). *Delphinellum* gäbe dann die Zwischenform ab.

In Wirklichkeit verhalten sich die Dinge ganz anders. Schon in der Sippe unserer Feld-*Consolida (C. arvensis = D. Consolida)* finden wir Arten, bei denen die Endzipfel des Spornpetals nur einen sehr bescheidenen Schauapparat herstellen, und in der Sippe des Gartenrittersporns sind die Spornpetale nur bei *C. Ajacis* und seinen nächsten Verwandten mit reichen Flügeln ausgestattet; bei *C. Raveyi* fehlen sie so gut wie ganz, und

1) § *Staphisagria.*

2) In ähnlicher Weise nur noch bei *Garidella unguicularis.*

3) Scheinbar ähnliche Ausbildungen des Spornpetals bei *Consolida* beruhen nicht auf Streckung des Stieles, sondern auf Streckung des über dem eigentlichen Nektar gelegenen Nagels des Blattes (vergl. übrigens den nächsten Abschnitt I B).

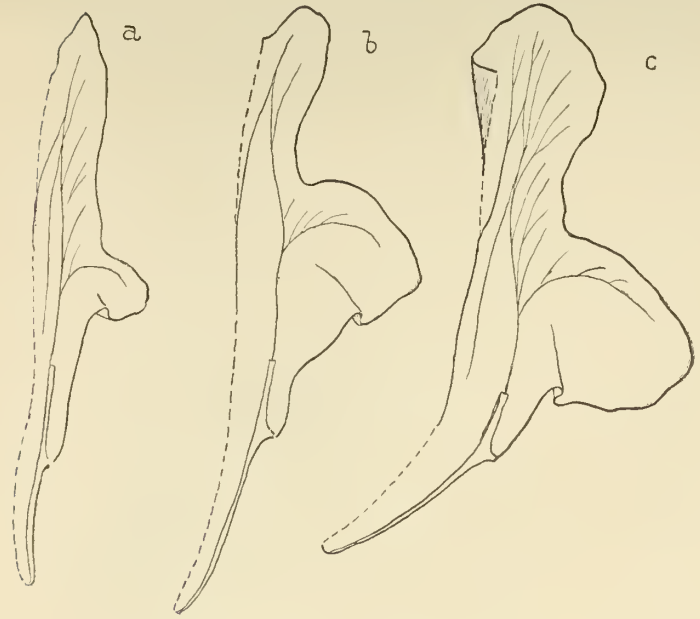


Fig. 3. Sippe der *Consolida Ajacis*. Spornpetala. a *C. Raveyi* —, b *C. axilliflora* —, c *C. orientale* subsp. *hispanica* —. (+ 4.)

Fig. 4. *Consolida Raveyi*. Blüte mit den 2 Vorblättern, daneben der median durchschnittene Fruchtknoten mit der für die Sippe der *C. Ajacis* charakteristischen Narbe. (+ 4.)

C. axilliflora nimmt eine Mittelstellung ein (Fig. 3). Die Blüteneinrichtung von *C. Raveyi* ist nicht vorgeschrittener als die rückständigste, die wir bei *Delphinium* fanden. Es ist ganz interessant, wie bei *C. Raveyi* (Fig. 4) die 2 seitlichen Kelchblätter jene Dienste leisten, welche bei *Staphisagria*

Fig. 5. Sippe der *Consolida tomentosa*. a *C. pusilla* nahestehend (+ 7), b *C. tomentosa* — (+ 5), c *C. armeniaca* — (+ 3), d *C. tomentosa forma* (+ 5), e *C. trigonelloides* — (+ 10).

von den seitlichen Kronblättern besorgt werden. Schon das deutet darauf hin, dass die Seitenpetala bei *Consolida* auf einer viel früheren Stufe verloren gegangen sind. Eine ähnliche Stufenfolge von bescheiden bis reichlich geflügelten Spornblättern, wie in der *Ajacis*-Gruppe, finden wir in der Sippe

der *Consolida tomentosa* (Fig. 5); doch herrscht hier mehr Mannigfaltigkeit. Bei *C. trigonelloides* nehmen die Flügel Formen an, die an die bei *Delphinellum* kaum mehr erinnern.

Gänzlich versagt *Delphinellum* als Zwischenform vor der Gruppe der *C. Aconiti* (Fig. 6). Davon, dass die Plastik hier fast mehr an *Aconitum* als an *Delphinium* erinnert, möchte ich ganz absehen. Das Wesentlichste ist, dass hier die Flügel eine ganz andere morphologische Natur haben. Bei *Delphinellum* und den bisher betrachteten *Consolida*-Formen entstehen sehr früh unter der Spitze zwei neue Vegetationspunkte, durch deren Tätigkeit das Blatt im oberen Teile dreilappig wird (Fig. 17 C). Aus einer Verbreiterung der zwei seitlichen dieser Lappen gehen die vorgestreckten oder hängenden Flügel hervor, die hier nie ganz nervenlos sind[1]). Bei *C. Aconiti* und seiner engeren Sippe treten, wenn die 3 oberen Lappen schon deutlich differenziert und ziemlich hoch gehoben sind, nachträglich noch zwei weitere Vegetationspunkte knapp über der Basis auf, und aus diesen gehen die stets aufstrebenden und wirklich nervenlosen Flügel hervor (Fig. 17 D).

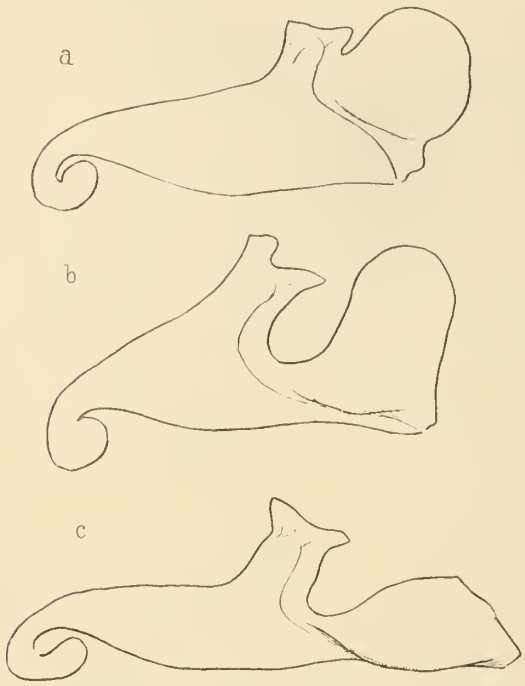


Fig. 6. Sippe der *Consolida Aconiti* (+ 5). a, b aus dem Formenkreis der *C. anthoroidea* —, c *C. Thirkeana* —.

Schon durch diesen flüchtigen Ueberblick über die Formenwelt von *Consolida*, der ihren Reichtum durchaus nicht erschöpft, wird offenbar, dass *Delphinium* und *Consolida* nicht nur in ihrer heutigen Gestalt stark voneinander abweichen, sondern auch schon seit langem getrennte Wege gehen. Die innere Entwicklung von *Consolida* beruht ebenso sehr auf dem Fehlen seitlicher Kronblätter, wie die von *Delphinium* auf ihrem Vorhandensein.

Wie tief der generische Unterschied zwischen den beiden Sippen ist, kann erst die weitere Untersuchung lehren. Wir sind ja bis jetzt nicht weiter gegangen, als man mit unbewaffnetem Auge kommt.

1) In der Sippe der *C. tomentosa* sogar reich durchnervt.

B. Der Bau der Nektarien und die Homologie der Kronblätter.

Die Nektarien der Ranunculaceen sind von recht verschiedener Gestalt, doch lassen sich bei ihnen — soweit sie nicht nektarsteril ge-

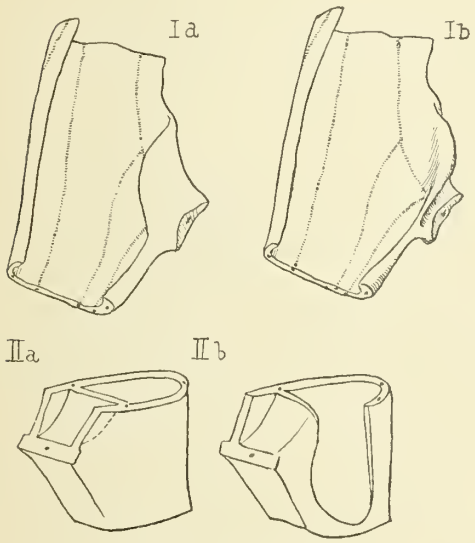


Fig. 7. Vgl. Text.

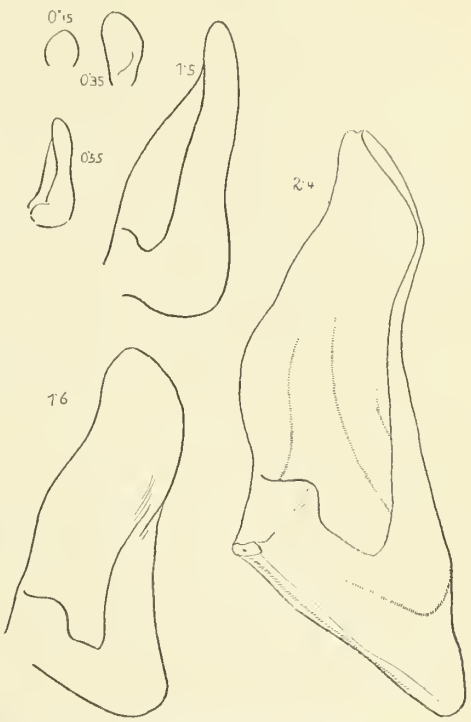


Fig. 8. Ontogenie des Spornpetals von 0·15 bis 2·4 *mm* Höhe (*D. elatum*).

worden sind — deutlich zwei Typen unterscheiden [1]).

Die einen sind napfig *(Coptis)* oder röhrig *(Helleborus)*; d. h. das ganze Blatt — abgesehen natürlich von dem oft vorhandenen Stiel — ist in einen bald seichteren, bald tieferen Honigbecher verwandelt. Soweit die Spreite entwickelt ist, so weit ist sie auch in ihrer ganzen Ausdehnung Becherwand. Ein Querschnitt zeigt nur das ringförmig geschlossene Band des Spreitendurchschnittes. An solchen Nektarien treten natürlich nie Schuppen auf.

Bei den anderen ist die Spreite flächig entwickelt und die Honig-

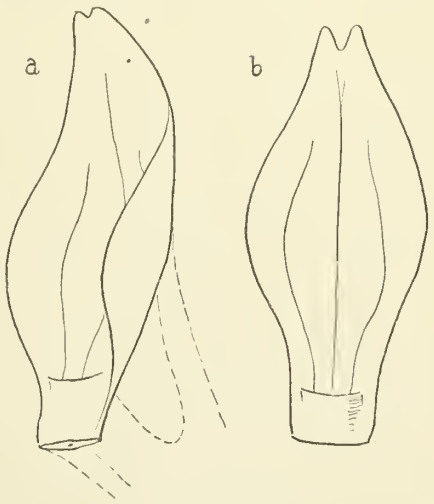


Fig. 9. Vgl. Text.

1) Nektarsteril gewordene Honigblätter nehmen stets flächige Gestalt und ± petaloides Aussehen an *(Cimicifuga, Coptis, Actaea)*.

sekretion an der Basis in einer flachen Grube *(Trollius)* oder seichten Tasche *(Callianthemum)* lokalisiert. Die Tasche erreicht nie die volle Breite der Blattfläche selbst; von dieser bleibt stets ein schmaler Saum zu beiden Seiten der Tasche von vorne sichtbar. Ein Querschnitt geht nicht bloss durch die Spreite, die ja nur die Rückwand des Nektariums bildet, sondern auch durch die Taschenwand, welche das Nektarium vorne bedeckt. Der vorspringende Saum der Spreite ist am Schnitte stets deutlich sichtbar (Fig. 17 H, a, b). Der freie Rand der Taschenwand entwickelt sich oft zu einer Schuppe (alle Entwicklungsstufen von flachgrubigen bis zu beschuppten Nektarien in der Gattung *Ranunculus*).

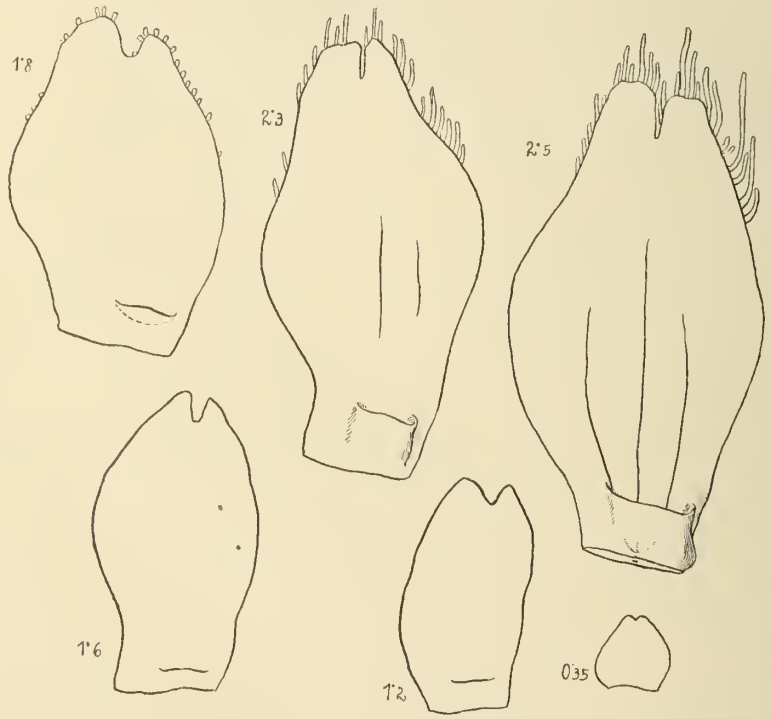


Fig. 10. *D. elatum.* Ontogenie des Seitenpetalums von 0·35 bis 2·5 *mm* Höhe.

Zu diesem zweiten Typus gehören die gespornten Kronblätter der Delphinien; nur dass die Nektartaschen (nicht etwa das ganze Blatt) in einen Sporn ausgezogen sind. An dem erwachsenen, stark asymmetrischen Blatt ist in dem bald schuppen-, bald schwielenartigen Gebilde am Sporneingang die Taschenwand oft nicht mehr deutlich zu erkennen [Fig. 7 I a und b [1])]. Am noch jungen, etwa 2—3 *mm* hohen Blatt erkennt man aber deutlich, wie die beiden Spreitenhälften durch eine kleine

1) Bei a die Taschenwand in natürlicher Lage, bei b nach vorne umgelegt.

transversale Wand miteinander verbunden sind (Fig. 8). An der Seite, wo der Sporn nicht ausgeschnitten ist, sieht man auch den Rand der Spreite als schmalen Saum vorspringen (Fig. 7 II b absichtlich stark schematisiert). Bei vollkommen symmetrischer Ausbildung sähe der basale Teil des Blattes etwa wie Fig. 7 II a aus. Denken wir uns die Spornung rückgängig gemacht (Fig. 9a) und das Blatt ausgeflacht, so erhalten wir (Fig. 9b) den Grundtypus, auf den wir das Spornblatt zurückführen müssten. Fast genau dasselbe Bild, das wir hier durch Ueberlegung ableiten, zeigt das junge Seitenpetal im gleichen Alter wirklich (Fig. 10). In der auch hier bemerkbaren Asymmetrie bereitet sich die erst sehr spät eintretende Wendung des Nagels langsam vor. Für uns ist am interessantesten, dass auch an den Seitenpetalen Honigtaschen angelegt werden, die aber nicht zu funktionsfähiger Entwicklung gelangen. Ihre Rudimente sind fast an allen Arten der Sektionen *Staphisagria* und *Delphinastrum* deutlich zu sehen[1]).

Die beigegebenen Figuren (Fig. 11—16) mögen ein Bild von dem mannigfaltigen Aussehen und der weiten Verbreitung dieser Rudimente geben. Absichtlich habe ich ausschliesslich altweltliche Arten ausgewählt. Vielleicht verschwindet jetzt der „Appendix squamiformis" als spezifisches Merkmal der mexikanischen Arten wieder aus der Speciessystematik.

Das wichtigste Ergebnis ist, dass die seitlichen Blumenblätter den Spornpetalen vollkommen homolog sind. Sie sind nicht einfach „Staminodien", wie man sie jetzt gerne nennt, sondern nektarsteril gewordene Honigblätter. Ein gleiches dürfen wir auch von den rudimentären Blättchen der unteren Blütenhälfte annehmen, die ja bei guter Ausbildung deutliche Aehnlichkeiten mit den seitlichen Kronblättern zeigen (vgl. Fig. 1).

Das Ergebnis wäre: Die Delphinien besassen früher eine Krone aus 8 gleichgestalteten Blättern, die an der Basis ihrer flächigen Spreite eine Honigtasche trugen. Aus diesem Zustand wurden sie dadurch zygomorph, dass die beiden median hinten stehenden Honigblätter ihre Nektartaschen spornig vertieften und in das sich gleichfalls aushöhlende unpaare Kelchblatt verbargen. Die übrigen Honigblätter stellten die Honigproduktion ein. Nachdem auf diese Weise der Honigapparat im Blütenhintergrund lokalisiert war, wurden die im vorderen Teil der Blüte stehenden 4 Kronblätter rudimentär, die 2 seitlichen der oberen Blütenhälfte, die dem Honigapparat unmittelbar benachbart waren, blieben erhalten und wurden in der uns schon bekannten Weise zur Mitwirkung am Blütendienst herangezogen.

---

1) Eine Ausnahme scheint nur *D. anthriscifolium* zu bilden. Einige südostafrikanische Arten habe ich nie gesehen. In der Sektion *Delphinellum* fehlen die Rudimente am erwachsenen Seitenpetal regelmässig.

Fig. 11. *D. montanum.* Junges Seitenpetal, kurz vor dem Oeffnen der Blüte (7·5 *mm* hoch).

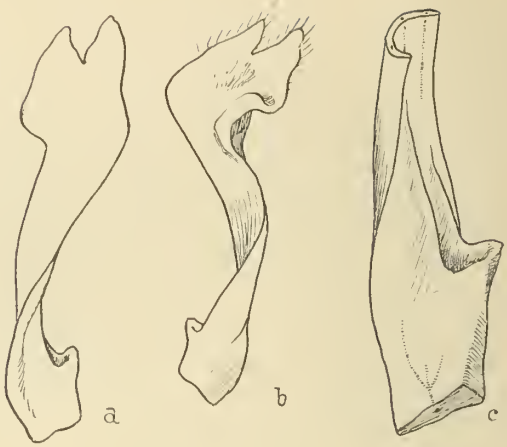


Fig. 12. *D. montanum.* Seitenpetal a von innen, der obere Teil möglichst flach gelegt, b von aussen. c das rudimentäre Nektar (+ 5 und + 10).

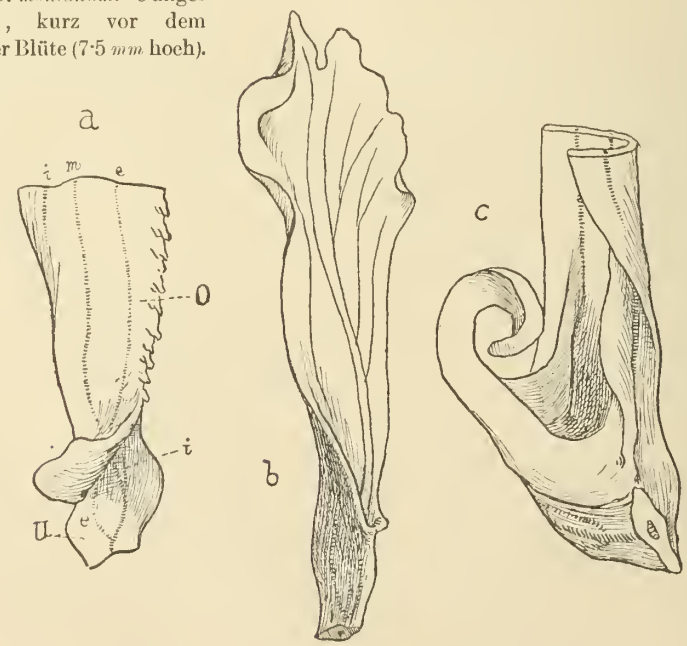


Fig. 13. a *D. saniculifolium* — (+ 16). Die stark verdrehte Nagelbasis mit dem lappenartigen Auswuchs des freien Randes des rudimentären Nektars. b *D. Requienii* — Seitenpetal (+ $6^1/_2$). c *D. Cheilanthum* — Das rudimentäre Nektar mit langem, fädlichem Auswuchs (+ 20).

Fig. 11—16. Rudimentäre Nektarien von verschiedenen *Delphinium*-Arten.

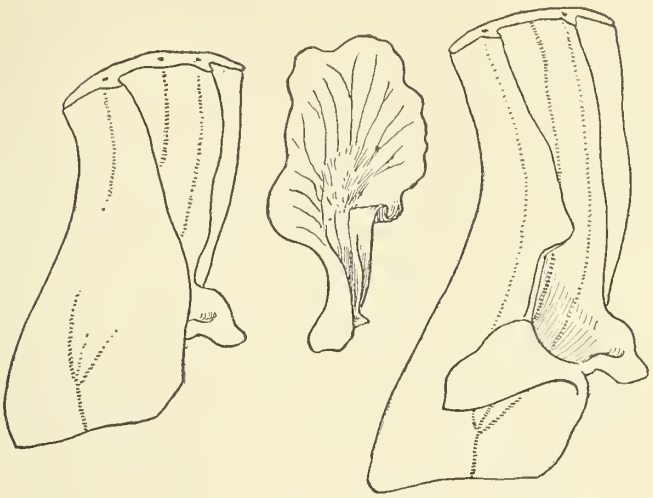


Fig. 14. *D. Cheilanthum* — rechts das rudimentäre Nektar aufgeschnitten (+ $6^1/_2$ und + 33).

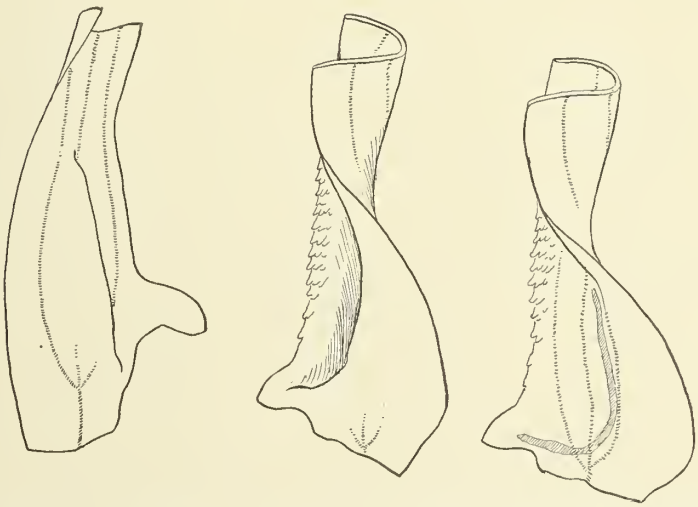


Fig. 15. *D. elatum.*

Fig. 16. *D. incanum* — rechts die Vorderwand des rudimentären Nektars abgetrennt (+ 16).

Zu Fig. 11—16. Wo nichts Besonderes bemerkt, sind die Nektarien so gezeichnet, dass die morphologische Oberseite der Nagelbasis sichtbar ist. Durch die oft starke Verdrehung des Nagels wird das Nektar gegen die Seite gedrängt, welche gegen das Spornpetal zu liegt. Auf dieser Seite verschmilzt der Taschensaum häufig mit dem Blattrand, und die häufig sich entwickelnden lappigen Fortsätze scheinen dann am Blattrande selbst zu stehen.

Vergleicht man die Spornpetala bei den drei Gattungen in ihren Jugendzuständen, so erweisen sie sich als gleichgestaltet; insbesondere wird überall die Taschenwand angelegt, und die spornige Aussackung betrifft überall nur

den basalen Teil des Blattes (Fig. 17 A—C). In drei Punkten aber ergeben sich wichtige Unterschiede:

a) Die Spornpetala von *Aconitum* und *Consolida* bleibend dauernd symmetrisch.

b) Die Spornpetala von *Delphinium* und *Consolida* entwickeln grössere aus den Kelchspornen exserte Spreiten und bleiben meist sitzend. Nur bei *D.* § *Staphisagria* entwickeln sich aus dem unterhalb der Honigtasche be-

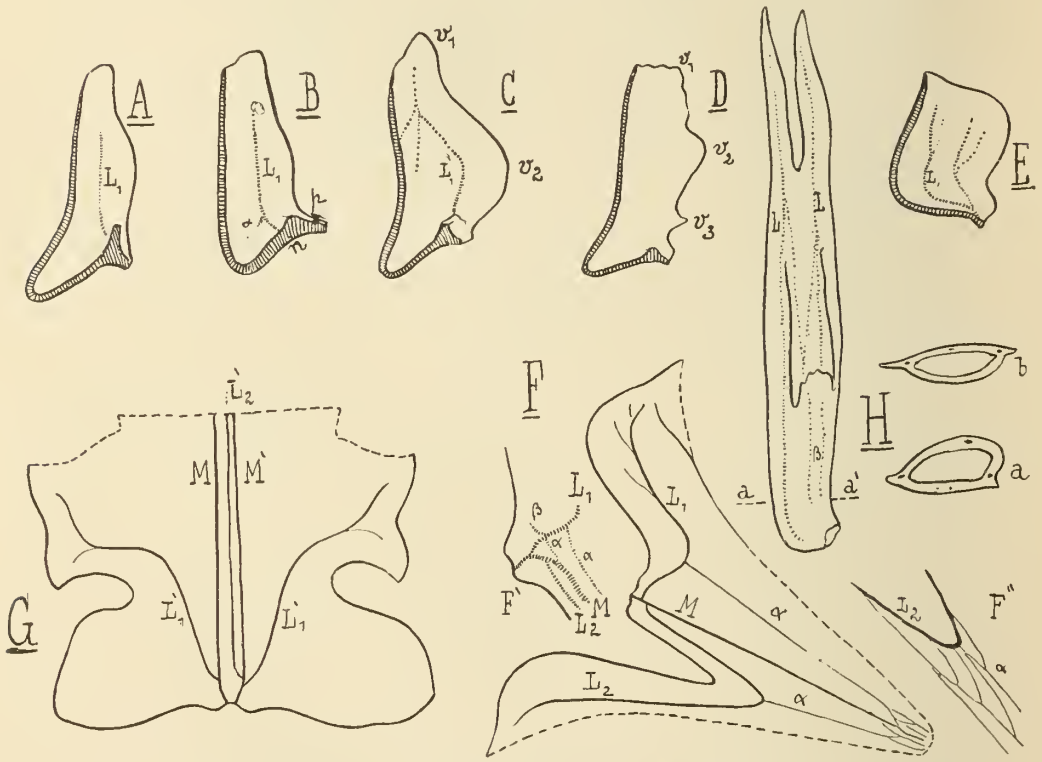


Fig. 17. A—E junge Spornpetala. A *Delphinium elatum* (2·4 *mm* hoch). B *Aconitum rostratum* (2·4 *mm*). C *Consolida Ajacis* (1·8 *mm*). D *Consolida barbata* (1·7 *mm*). E *Aquilegia atrata* (1·2 mm). — F—G Nervatur der Spornpetala. F *Delphinium* (schematisch). *F'*, *F''* Details von *D. cheilanthum*. G *Consolida anthoroidea* (+ 7). — H Honigblatt von *Nigella integrifolia* (11 *mm*).

M Medianus; *L* Sekundärnerven; α Anastomosen; v_1, v_2, v_3 Regionen gesteigerten Wachstums, aus welchen die Lappungen und Flügelungen der Spreiten hervorgehen; a, b Querschnitte (in der Höhe von *a a'* und von β).

findlichen basalen Teile kurze Stiele (Fig. 2 a). Bei *Aconitum* bleibt die Spreite klein, der Basalteil streckt sich zu einem langen, schlanken, oft rinnigen Stiel; das ganze Blatt samt dem Stiel wird nicht länger, als der Kelchsporn tief ist (vgl. oben p. 6). Durch hyponastisches Wachstum an der Stelle *n* (Fig. 17 B) ändert das eigentliche Blatt seine Stellung so, dass der Sporn in die Verlängerung des Stieles zu liegen kommt und

aufwärts gerichtet ist. Durch diese nachträgliche Einstellung wird die an sich schwach entwickelte Taschenwand bis zur Unmerklichkeit unterdrückt.

Alle bis jetzt besprochenen Unterschiede hängen auffallend mit der Blüteneinrichtung zusammen. Von prinzipieller Bedeutung ist der dritte Punkt:

c) Die Spornblätter von *Delphinium* und *Aconitum* zeigen stets die für Honigblätter bei Ranunculaceen typische Nervatur (Fig. 17 *F*, vergl. auch die Nervatur des seitlichen Kronblattes in den Figg. 1, 13, 14). Es tritt nur ein Hauptnerv ein, der rein median, hier also im Sporn verläuft. Er gibt (stets bald nach seinem Eintritt) 2 kräftige Sekundärnerven ab, die in die beiden Spreitenhälften steigen. Durch das Vorhandensein des Spornes ergeben sich einige Modifikationen, die bei ungespornten Honigblättern fehlen (Auflösung des Medianus in der Sporntiefe zu einem feinen Adernetz, Anastomosenstränge zwischen Spreiten- und Spornnervatur).

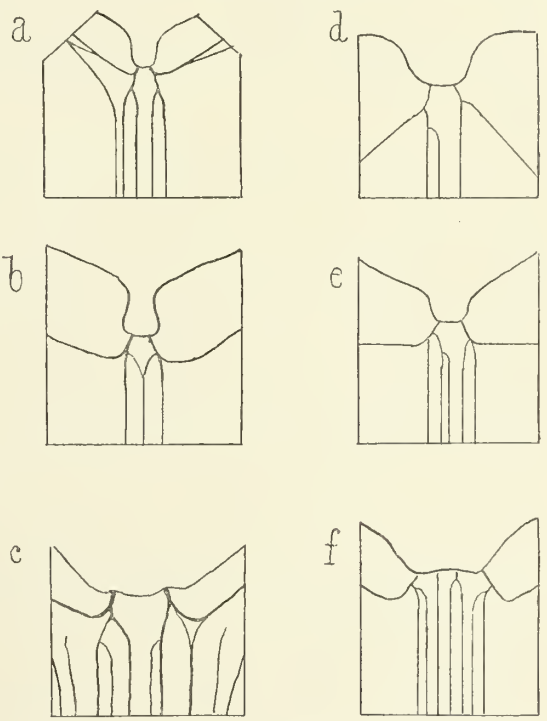


Fig. 18. Schemata des Gefässbündeleintritts in Spornpetala von *Consolida*[1]). Einzelfälle von a *C. tomentosa*; b und c *C. Ajacis*, d *C. anthoroidea*, e *C. Persica*, f *C. axilliflora*. (c nicht schematisiert.)

Bei *Consolida* treten stets zwei deutlich getrennte Hauptnerven ein (Fig. 17 *G*), die beide im Sporn verlaufen. Beide geben knapp über ihrer Basis nach aussen einen kräftigen Sekundärnerven ab *(L_1)*, der in die entsprechende Spreitenhälfte steigt. Die an derselben Stelle abgegebenen internen Seitennerven *(L_2)* verlaufen natürlich im Sporn [1]). Aus diesem Verhalten der Nervatur müssen wir schliessen,

1) Meist kommt auf irgend eine Weise ein Pseudomedianus zustande; sei es dass die beiden internen Sekundärnerven oder von ihnen abgegebene Tertiärnerven sich zu einem Kommissuralnerven verbinden (Fig. 18b), sei es dass einer der beiden Sekundärnerven unterdrückt wird (Fig. 18d). Auch Selbständigwerden der Sekundärnerven (Fig. 18f) kann man gelegentlich beobachten. (Aehnlich oft auch bei *Ranunculus*.) In bezug auf diese Modifikationen herrscht bei den einzelnen Arten keinerlei strenge Konstanz. Auch im oberen Spreitenteil kommt oft ein Pseudomedianus zustande, der aber mit der Spornnervatur

dass das Spornpetal aus zwei Blättern verwachsen ist. Wir werden bald weitere Tatsachen kennen lernen, die diese Auffassung bestätigen.

Wenn wir die systematischen Aufzählungen durchgehen, finden wir in der unmittelbaren Nachbarschaft von *Delphinium* stets *Aquilegia*. Es sind nicht leicht zwei Helleboreengattungen aufzutreiben, die einander im Bau von Blüte, Blatt und Blütenstand noch unähnlicher wären. Offenbar lässt man sich durch die Honigblätter bestechen, die in den Blüten beider gespornt sind. Dieser Aehnlichkeit fehlt jede Bedeutung. Die Nektarien aller Helleboreen neigen zu sackiger Vertiefung ihrer Rückwand. Spornung ist nur ein extremer Fall, der in jeder Untersippe eingetreten sein kann. Abgesehen aber von der Spornung sind die beiden Blätter einander möglichst unähnlich.

Das *Aquilegia*-Kronblatt zeigt in keinem Entwicklungszustand auch nur die leiseste Andeutung einer Taschenwand und bei ihm vertieft sich das ganze Blatt zum Sporn, nicht bloss der basale Teil, wie bei *Delphinium*. Das zeigen schon Payers Figuren (Pl. 54, Fig. 26—28); noch deutlicher wird es, wenn wir an sukzessiven Jugendzuständen verfolgen, in welcher Art die Leitbündel sich durchbiegen (Fig. 17 E). Das Spornblatt von *Aquilegia* muss zum röhrigen Typus gezählt werden. Es zeigt — abgesehen von der Spornung — auch wirklich grösste Aehnlichkeit mit dem Honigblatt von *Isopyrum* (besonders *I. grandiflorum*). Die Spornblätter von *Aquilegia* und *Delphinium* haben gewiss nichts miteinander zu tun.

Vergleichen wir jetzt den Grundtypus des Honigblattes der zygomorphen Sippen mit den Honigblättern anderer Ranunculaceen, so finden wir ein einziges, das ihm wirklich analog gebaut ist: das von *Nigella integrifolia* (Fig. 17 *H*).

Die Spreite zeigt eine ganz ähnliche Ausbildung, wie bei den Delphinien, die Honigtasche ist vorhanden, die vordere Taschenwand von der Spreite wohl unterscheidbar; die Blattfläche springt zu beiden Seiten der Tasche mit einem schmalen Saume vor. Die Taschenwand reicht auffallend hoch hinauf, das findet sich aber auch bei *D. Staphisagria*. Die Hinterwand der Tasche ist zwar nicht gespornt, aber in der Tiefe merklich ausgehöhlt. Bei den übrigen Nigellen hat sich dieser Typus sehr spezialisiert. Die Honigtasche ist, wie bei den Delphinien, vorne weniger hoch, dafür die Hinterwand vertieft, aber nicht spornig, sondern kesselartig. Die Vorderwand ist mit ihren Seitenrändern frei geworden und hat sich in die wohlbekannte Verschlussklappe transformiert.

So verschiedenartig die höchstspezialisierten Honigblätter bei Nigellen und Delphinien sein mögen, sie lassen sich einerseits durch *Nigella integrifolia*, andererseits durch die Jugendzustände der *Delphinium*-

---

nie kommuniziert. Prantls abweichende Darstellung (1887, p. 230) ist nicht zutreffend. Sie beruht für *Delphinium* auf einer ungenauen Untersuchung zweier *Delphinellum*-Arten, bei denen man Täuschungen sehr leicht unterliegt. Die Verhältnisse bei *Consolida* werden nach einem gar nicht so häufigen Einzelfalle geschildert.

Petala auf denselben Grundtypus zurückführen. Soweit die Morphologie des Honigblattes in Betracht kommt, können wir keine Ranunculaceensippe den zygomorphen Gattungen näher verwandt schätzen, als die Nigellen[1]).

Wenn wir beachten, wie in der Gattung *Ranunculus* der Uebergang vom flachgrubigen zum ausgesprochen taschenförmigen Nektar sich ganz allmählich vollzieht, so müssen wir hier bei den Helleboreen in den Honigblättern von *Trollius* und *Callianthemum* Vorstufen für die Entwicklung der Honigblätter der Delphinien und Nigellen erkennen. Selbstverständlich betrifft diese Erwägung zunächst nur die Phylogenie der Organe[2]).

C. Der taktische Aufbau der Blüten.

Die zygomorphen Ranunculaceen zeigen noch in allen Organkomplexen spiraligen Charakter. Wenn man im Kelch nach $^2/_5$, in der Krone nach $^3/_8$, von da ab mit einer von Art zu Art variablen Divergenz $^3/_8$—$^5/_{13}$ vorgeht, so kann man alle Organe durch eine kontinuierliche Spirale verbinden, und sowohl die durchaus deutlichen Deckungsverhältnisse der Organe, als auch die Verstäubungsfolge der Antheren entspricht vollkommen der Stellung der Glieder auf dieser Spirale[3]). Das alles hat schon A. Braun (1858) erschöpfend dargestellt. Die Zygomorphie aber dieser Blüten und die bei einer ihrer Gattungen auftretende Sympetalie, auch die hohe Konstanz, welche die Gliederzahlen der einzelnen Komplexe bei ihnen erreichen, sind Erscheinungen, die wir bei spiraligen Blüten nicht gewohnt sind. Im engen Zusammenhang damit zeigt auch der taktische Aufbau der Blüte Eigentümlichkeiten, die sich an anderen spiraligen Blüten nicht finden. Da sie in den blütenmorphologischen Darstellungen gewöhnlich keine Beachtung finden, muss ich sie etwas eingehender besprechen. Gerade sie bieten meines Erachtens den Schlüssel zur Lösung mancher wichtigen Frage.

---

1) Delpino (1899, p. 54), der rudimentäre Nektarien an *D. elatum* und *nudicaule* gelegentlich beobachtet, aber nicht näher untersucht hat, wollte die lappigen Auswüchse derselben mit den freien Schuppen der Nigellennektarien homologisieren und deshalb die Delphinien direkt von einer Stammform ableiten, die *N. damascena* oder *Garidella* ähnlich sei. Das geht, abgesehen von anderen Gründen, schon deshalb nicht, weil die funktionsfähigen Nektarien der Delphinien nie eine freie Schuppe tragen und die lappigen Auswüchse nur am rudimentären Organ auftreten. Auch seine Homologisierung der Nagelung bei diesen Honigblättern ist unzulässig. Der nagelartige Teil des *Nigella*-Petalums liegt unterhalb der Honigtasche und entspricht nicht dem Nagel bei *Delphinium*, sondern dem Stiel eines Spornblattes bei *Aconitum* (besonders deutlich bei *G. unguicularis*).

2) Alle anderen Honigblätter gehören dem napfig-röhrigen Typus an: *Coptis, Xanthorrhiza* (napfig mit niederer Rückwand), *Actaea-Cimicifuga* (napfig mit hoher Rückwand), *Helleborus, Eranthis, Leptopyrum, Isopyrum* (röhrig).

3) Die Deckung der Spornpetala durch die Seitenpetala, die bei Hofmeister Bedenken erweckte, betrifft nur die verbreiterten Spreiten und entsteht sekundär durch die frühzeitig vorbereitete Wendung des Nagels der seitlichen Petalen.

a) *Delphinium.*

Kelch und Krone (Diagr. I). Dass die Krone von *Delphinium* der Anlage nach aus 8 Blättern besteht und dass diese 8 Blattanlagen so vor dem Kelch verteilt sind, dass über den 3 älteren Sepalen Paare, über den 2 jüngeren einzelne superponiert sind, wurde zunächst nur für wenige Arten festgestellt. Einerseits die bei allen Arten übereinstimmende Anordnung der stets wohlentwickelten 4 oberen Blätter, andererseits die Stellung der in der unteren Blütenhälfte oft auftretenden reduzierten Blättchen geben volle Gewähr, dass diese Form der Zusammenordnung von Krone und Kelch für die ganze Gattung konstant ist. Dass hier Kelch und Krone als Gesamtkomplex zur Medianachse symmetrisch stehen, zeigt ein Blick auf Diagramm I; andererseits lehrt eine leichte Ueberlegung, dass aus dem einfachen Anschluss spiraliger Komplexe aneinander sich monosymmetrische Zusammenstellung derselben nicht ergibt. Hier in unserem Falle steht ausserdem die Monosymmetrie der beiden äusseren Kreise mit der stark abgeleiteten Blüteneinrichtung in engster Korrelation. Es kann darum keinem Zweifel unterliegen, dass wir es hier nicht mit einer primär spiraligen, sondern mit einer ausgesprochenen abgeleiteten Stellung zu tun haben [1]).

Die Stellungsbeziehung zwischen Kelch und Krone scheint im Laufe der Entwicklung sehr innig geworden zu sein, denn Payer konnte bei *D. Staphisagria* beobachten, dass die Kronblätter die Entstehungsfolge der Kelchblätter angenommen haben, vor denen sie entstehen: es treten in 5 Zeitstufen zuerst die 3 Paare vor $S_{1,\ 2,\ 3}$ auf, dann die einzelnen vor S_4 und S_5. Payers Beobachtung steht freilich vereinzelt da; wir werden aber bei *Consolida* Vorkommnissen begegnen, die mit ihr in so vollem Einklang stehen, dass ich keinen Anlass finde, ihre Richtigkeit in Zweifel zu ziehen [2]).

Androeceum und Gynoeceum (Fig. 24, p. 50). Die Sexualorgane finden gewöhnlich eine Darstellung, die mir nicht geeignet erscheint, die Tatsachen richtig zu beleuchten. Man benützt auch hier die Werte der Divergenzwinkel, um die Stellungen zu charakterisieren; so erfahren wir bei Eichler, dass bei *D. Staphisagria* die Staubblätter nach $^3/_8$ geordnet seien, bei *D. grandiflorum* nach $^5/_{13}$, bei *D. elatum* nach $^8/_{21}$; ja er schreibt sogar diesen Blüten je nach dem Wert des Divergenzwinkels 8,

1) Dass die Verdrehung des Kronquirles, die man vornehmen muss, um aus einer primär spiraligen Stellung $K_2/_5 \mid C_3/_8$ die bei *Delphinium* realisierte Ordnung abzuleiten, geringfügig ist, ändert nichts an der Tatsache, dass Ableitung notwendig ist. Die Hauptsache bleibt, dass eine Abänderung eingetreten und streng hereditär geworden ist.

2) Mit Unrecht wird Payers Beobachtung seit mehr als 30 Jahren mit Stillschweigen übergangen. Das einzige, was man bisher gegen sie vorbringen konnte, sind die rein theoretischen Bedenken Brauns (1858, p. 335). Dieselben Bedenken hatte Braun gegen Payers *Consolida*-Ontogenie, die durch Goebels genaue Nachuntersuchung (1886, p. 223) in allem Wesentlichen bestätigt wurde.

13 oder 21 Staminalzeilen zu. Von irgend einem Gesetz, das für alle gemeinsam gälte, ist nicht die Rede.

Betrachtet man aber das angeblich 21-zeilige Staubblattsystem von *D. elatum* genauer, so findet man, dass die „21er Zeilen" ganz fiktiv sind (Fig. 24, p. 50). Mehr als ein Dritteil von ihnen besteht überhaupt nur aus einem Staubblatt, das mitten im Androeceum steht und als Anfangsglied einer Zeile sich sonderbar genug ausnimmt (Stamen 13—21); die übrigen Zeilen bestehen aus 2 Staubblättern, die miteinander gar keinen Kontakt haben (z. B. Stamen 1 und 22). Nicht viel besser steht es mit den 13er Zeilen (z. B. Stamen 9 und 22). Nur die 8er Zeilen zeigen wirklichen Kontakt der Staubblätter und beginnen mit Anfangsgliedern, die wirklich am Rande stehen. Dieses Androeceum ist nicht 21-zeilig, sondern achtzeilig. Dass es diese Ordnung nicht durch spätere Verschiebung annimmt, sondern von allem Anfang an 8-zeilig entsteht, beweist Hofmeisters Darstellung eines Jugendzustandes der Blüte[1]), den ich in meinem Diagramm I schematisiert habe. Die 8 ältesten Staminalprimordien füllen den Umkreis so, dass zwischen ihnen keine weiteren Stamina mehr an den Rand treten können und schon mit dem neunten der Aufbau der Zeilen beginnen muss. Diese 8 Anfangsglieder setzen sich homodrom schief vor die 8 Kronprimordien und, wie der fertige Zustand beweist, setzen die später entstehenden Glieder diese Ordnung fort, so dass sich 8 homodrome Zeilen aufbauen; je eine vor jedem Kronprimordium. — Alle von mir frisch untersuchten Blüten verhielten sich in diesem Punkte gleichartig. Unterschiede in den Divergenzwinkeln waren sichtlich vorhanden, aber sie beeinflussten nicht die Zahl der Zeilen, sondern nur den Grad ihrer Schrägheit. An den aufgekochten Blüten liess sich wenigstens feststellen, dass nie mehr als 8 randständige Staubblätter vorhanden sind. In bezug auf die Zahl der Zeilen erweisen sich also alle Andröceen als achtzählig und mit der Krone isomer. Das ist eine sehr bestimmte und sehr bemerkenswerte Gesetzmässigkeit, denn wir werden später sehen, dass einerseits 8-zeilige Andröceen, andererseits Isomerie in der Zahl der hereditär fixierten Staubzeilen und Honigblätter bei Ranunculaceen durchaus keine häufigen Vorkommnisse sind.

Vorläufig begnügen wir uns mit dem Ergebnis, dass bei *Delphinium* Kelch und Krone geschlossene Kreise darstellen, die Zahl der Kelchblätter, Kronblätter und Staubzeilen konstant und die relative Stellung der einzelnen Organkomplexe zueinander streng geregelt ist. Die 8 Kronblätter ordnen sich in der wiederholt geschilderten Stellung vor den 5 Kelchblättern, und das Androeceum schliesst sich mit 8 Zeilen an sie an; 3 von diesen Zeilen schliessen mit Carpellen ab[2]).

---

1) Hofmeister, 1868, Fig. 81, p. 458.

2) Nur bei *D. pentagynum* regelmässig 5 Carpelle. Die Orientierung der Carpelle ist variabel, da nicht immer dieselben Staubzeilen mit der Ausbildung der Fruchtblätter den Anfang machen.

Die Blüten von *Aconitum* verhalten sich genau so, nur dass die Staubblätter zahlreicher auftreten (3—8 pro Zeile gegen 3—5 bei *Delphinium*).

Eine Lehre von ziemlicher Tragweite können wir jetzt schon aus unseren Delphinienstudien ziehen. Wenn wir die gliederreichen Spiralstellungen bei Ranunculaceen verstehen wollen, so genügt es nicht, die Parastichen abzuzählen und aus ihnen mechanisch den numerischen Wert des Divergenzwinkels zu errechnen. Entscheidend für den Charakter einer solchen Stellung ist der Aufbau aus Zeilen, auf denen wirklicher Kontakt besteht. Ein einziger Blick auf ein noch nicht fertig angelegtes Androeceum muss darüber aufklären. Es ist unerlässlich, einen Unterschied zu machen zwischen Anordnungen nach $^3/_8$, $^5/_{13}$ etc. Divergenz und wirklichen $^3/_8$, $^5/_{13}$ etc. Stellungen. Als $^3/_8$ Stellungen z. B. haben alle jene zu gelten, wo im äussersten Umkreis konstant in drei Umläufen acht Glieder angelegt werden, das neunte schon in die zweite Reihe gerät und somit acht Staubzeilen aufgebaut werden. Die Art des Zeilenverlaufes wäre durch Zusätze zu kennzeichnen, wie: schief oder steil, homo- oder antidrom (d. h. im Sinne der Kelchspirale oder ihr entgegen aufsteigend). Dadurch erfährt der Hörer, so genau, wie es Worte möglich machen, 1) wie das Androeceum wirklich gebaut ist, 2) wie viel Honigblätter in der Blüte auftreten können, 3) ob in diesen blütenmorphologisch so wichtigen Punkten bei einer Gattung Konstanz herrscht oder nicht. Demgegenüber ist die Angabe der Divergenz ebenso prekär wie nichtssagend. Sie lässt sich nie exakt ermitteln und variiert oft auf demselben Torus. Ihre Kenntnis klärt über gar nichts auf. Allen nach $^8/_{21}$ Divergenz geordneten Andröceen ist nur das Eine gemeinsam, dass bei ihnen das 22. Stamen steiler über dem 1. steht als das 8. und 13. Im übrigen können sie 8-zeilig sein *(D. elatum)* oder 13-zeilig *(Helleborus viridis)* oder 21-zeilig *(Trollius europaeus)*.

b) *Consolida.*

Sehr eigenartig ist der Aufbau bei *Consolida*. Ganz abgesehen davon, dass auch hier Seitenpetala nicht zur Entwicklung kommen, finden wir vor dem unpaaren Kelchblatt statt zweier Spornpetalen nur eins; wir finden weiter statt acht Staubzeilen nur fünf, statt dreier Carpelle nur eins. Die 5 Staubzeilen sind den 5 Kelchblättern superponiert, somit die median hintere dem einzigen Kronblatt (Fig. 19 III). Solange dieses für ein einfaches Organ galt, konnte man ruhig am Ende der übrigen 4 je ein Kronblatt ergänzen und erhielt eine rein spiralige, durchaus nach $^2/_5$ gebaute Blüte (Payer 1854, Braun 1858, Baillon 1868).

Als die wahre Natur des Spornpetals erkannt war, fand man das Auftreten zweier Blumenblätter am Anfang einer einfachen Staubzeile anstössig. Eichler (1878, p. 165) stattete *Consolida* darum mit einer hypothetischen Corolle aus, in der 5 Kronblätter mit den 5 Kelchblättern

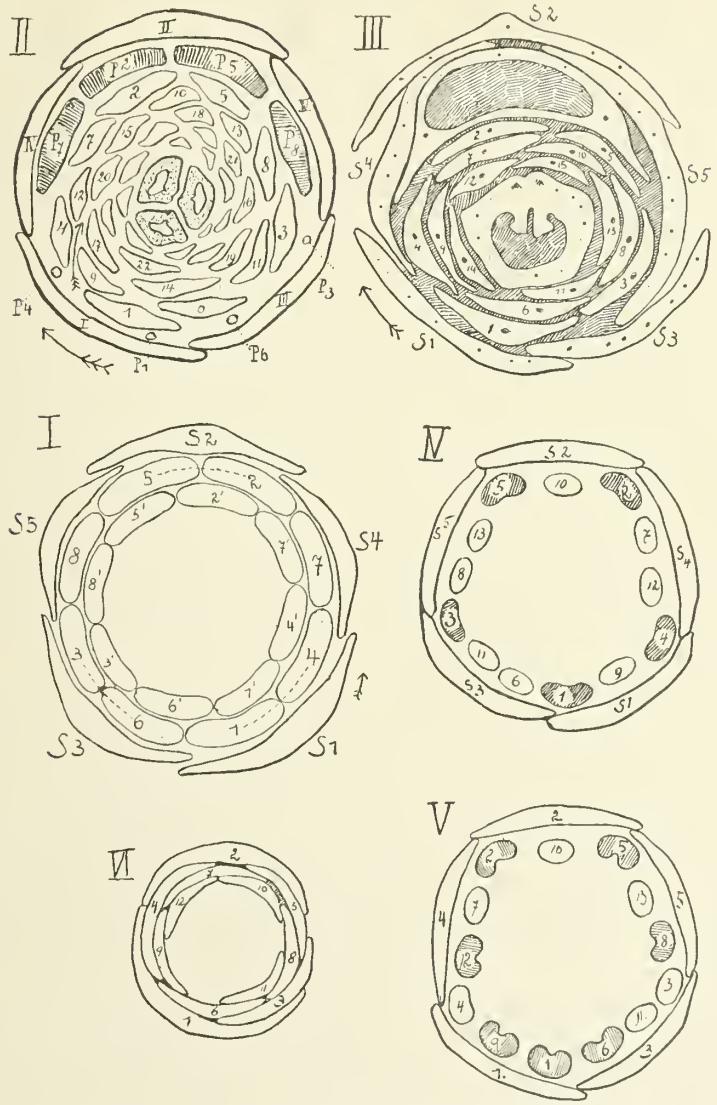


Fig. 19. Diagramme. I. *D. elatum.* Schema der Blütenontogenie. Kelchblatt (S_1—$_5$) und die 8 ältesten Stamina ($1'$—$8'$), welche die 8 Staubzeilen einleiten, entstehen in der Reihenfolge der Bezifferung. Von den Kronprimordien entstehen die durch . . . . . verbundenen simultan. — II. *D. elatum,* erwachsene Blüte, schematisiert (vgl. den Blütenquerschnitt p. 50). Die 8 Staubzeilen verlaufen homodrom. — III. *C. Ajacis,* junge Blüte, Querschnitt. Beim Spornpetalum (homolog mit $P_2 + P_5$ in Fig. II) wird die Honigtasche getroffen. Die 5 Staubzeilen verlaufen antidrom. — IV. *Isopyrum.* Stellung des 13-zeiligen Androeceums (schematisch). — V. *Helleborus.* Häufige Stellung des Androeceums (schematisch). Dargestellt ist ein Einzelfall von *H. niger,* in welchem nur 7 von den 13 randständigen Staminalgliedern als Honigblätter ausgebildet waren (diese schraffiert). — VI. *Trollius europaeus.* Perianth mit Berücksichtigung der Stellung und Insertionsbreite der Tepalen.

alternierten [1]). Wieso das möglich schien, ohne *Consolida* von *Delphinium* zu trennen, werden wir noch sehen. Zunächst schien erreicht, dass die 2 Spornpetale der Blüte ursprünglich in den hinteren Kelchlücken gestanden hatten, also erst durch ihre Verwachsung an ihren theoriewidrigen Platz gelangt waren. Da in der oberen Blütenhälfte bei dieser Anordnung überhaupt nur diese 2 Blumenblätter vorhanden waren, schien auch das Fehlen der Seitenpetalen erklärt. Wirklich erklärt war damit gar nichts. Blumenblätter, die, gleich denen in Eichlers „erklärender" Corolle, am Anfang gar keiner Staubzeilen stehen, sind bei Ranunculaceen genau so rätselhaft, wie solche, die zu zweit am Anfang einer einfachen Zeile auftreten. Trotzdem hierfür eine Erklärung nie gegeben wurde, hat sich diese merkwürdige Corolle bis heute ziemlich zähe behauptet. Selbst als Goebel (1886, p. 222) den so lange über die Achsel angesehenen Bericht Payers (1854, p. 251), dass die Kronprimordien vor den Sepalen entstehen, durch seine Nachuntersuchung bestätigte, liess Prantl (1891, p. 50) die alternierende Corolle nicht definitiv fallen. Er gehörte zu den Vertretern jener Anschauung, die den spiraligen Blüten eine schier unberechenbare Plastizität zuschreibt. Die Frage, aus wie viel Kronblättern *Consolida* bestehe, galt ihm als „ganz untergeordnet" (1887, p. 231). Diese theoretische Auffassung wird uns noch beschäftigen. Vorerst müssen wir die Tatsachen zu Ende kennen lernen.

Payer und Goebel fanden also übereinstimmend, dass in jungen *Consolida*-Blüten fünf voneinander getrennte episepale Kronprimordien entstehen: das median hintere wächst zum Spornpetal aus, die 4 anderen abortieren früh. In bestimmten Fällen kommen aber diese in normalen Blüten latenten Anlagen zur Entwicklung, und die Erfahrung lehrt, dass aus jeder von ihnen ein einzelnes Spornpetal hervorgehen kann.

Bei *C. Ajacis* findet man häufig an sonst normal blühenden Stöcken 2—3 Blüten, in denen nicht nur vor S_2, sondern auch vor S_5 ein Spornpetal ausgebildet ist. A. Braun (1858, p. 338) hat sehr genau Fälle beschrieben, in denen der Kelch, weil Vorblatt β unterdrückt ist, zu früh einsetzt, so, dass S_2 median vorne fällt, wo ein Spornpetal geradezu störend wäre. Die Anlage vor S_2 bleibt latent; vor S_1 und S_3 aber, die bei dieser Orientierung hinten stehen, tritt je ein Spornpetal auf. In anderen Blüten, vor denen α und β fehlten und S_4 hinten stand, fand Braun vor S_4, aber auch vor S_1 und S_2 je ein Spornpetal. So sehen wir in Fällen, die nichts Monstroses oder Krankhaftes an sich haben, der Reihe nach aus jeder der fünf Anlagen ein einzelnes Spornpetal sich entwickeln.

Die *Consolida*-Krone besitzt der Anlage nach gewiss fünf episepale Blätter. Es fragt sich nur, welchen morphologischen Wert sie haben. Vom normalen Spornpetal, das vor S_2 steht, wissen wir, dass es aus zwei Blättern zusammengesetzt ist (vgl. p. 17). Auch in der so häufigen Blütenvarietät, wo ausser ihm noch ein zweites Spornpetal vor

1) Eine ähnliche Corolle schon bei Wydler, Flora, 1854, No. 4, p. 49. Wydler fasste aber auch das Androeceum ganz anders auf. Die Verantwortung für die oben besprochene Corolle trägt Eichler allein.

S_5 vorhanden ist, zeigt es den bei ihm gewöhnlichen Nervaturverlauf (Fig. 20a). Das vor S_5 stehende ist aber beträchtlich schmäler und zeigt nur einen rein median eintretenden Hauptnerven (Fig. 20b). In der Nervatur der Spreite zeigt sich bei den beiden Blättern der gleiche Unterschied, wie in der des Spornes. Das Blatt vor S_5 erweist sich also als einfaches Blatt, das vor S_2 als Verwachsungsprodukt.

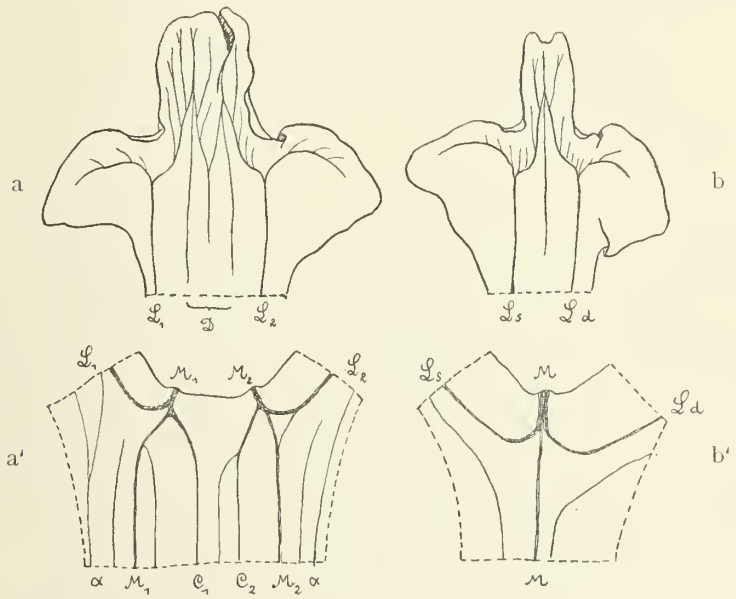


Fig. 20. *D. Ajacis.* Blütenvarietät mit einem überzähligen Spornpetal vor S_5 (a, b + 4). a das auch in normalen Blüten vorhandene Spornpetal vor S_2. a Spreite, a' der basale Teil des Blattes mit den zwei Hautnerven M_1, M_2. — b das überzählige Spornpetal vor S_5. b Spreite, b' der basale Teil mit nur einem Hauptnerven M.

In voller Uebereinstimmung mit diesen Tatsachen zeigt sich an frühen Jugendzuständen, dass das Primordium vor S_2 viel breiter angelegt wird, als das vor S_5, und frühzeitig schon ausgerandet erscheint, so dass es wie eine Doppelanlage aussieht[1]). Nun zeigen aber auch die Primordien vor

1) Vgl. Payer (1854, p. 251), Goebel (1886, p. 223). Die Unterschiede in den beiden Berichten betreffen nicht das Wesen der Sache. Payer spricht (bei *D. divaricatum*) von je 2 Höckern, die „kaum entstanden, miteinander verwachsen"; Goebel (bei *D. consolida*) von „einem breiten Wulst, der aber frühzeitig schon ausgerandet erscheint". Der Unterschied kann im Einzelfall, aber auch in in der Auffassung liegen. Ich möchte diesfalls der Goebelschen Darstellung den Vorrang einräumen, sie ist weniger schematisch und schildert eingehender.

Payer nahm bei *Consolida* eine echt 5-blättrige Krone an und deutete die Ausrandung der Höcker als beginnende, bald gehemmte Spaltung. Bei *Delphinium* sollte dann die Spaltung zur Durchführung gekommen sein, seine Krone bestünde aus 2 ganzen und 6 halben Blättern. Goebel begnügt sich, die verschiedenen Deutungsmöglichkeiten

S_1 und S_3 dieses Aussehen, so dass wir schliessen müssen, dass auch in ihnen zwei einfache Anlagen miteinander verschmolzen sind. Vor diesen 3 älteren Sepalen $S_{1,\ 2,\ 3}$ stehen aber auch bei *Delphinium* je zwei Anlagen, die sogar durch ihr simultanes Entstehen eine engere Zusammengehörigkeit bekunden. *Consolida* besitzt also die gleiche oktomere Corolle wie *Delphinium*, nur dass bei ihm je zwei vor demselben älteren Sepalum entstehende Kronprimordien kongenital zu einem einzigen verwachsen sind, so dass tatsächlich nur 5 voneinander getrennte Kronprimordien entstehen. Indem das Androeceum denselben Gesetzen gehorcht wie dort, baut es auch hier vor jedem Kronprimordium je eine Zeile auf, d. h. im ganzen fünf.

Eine Erwägung allgemeiner Natur dürfte hier am Platze sein. Die Blüte von *Consolida* erscheint, wenn wir die heute distinkten Organe betrachten, ungemein einheitlich und einfach gebaut. Alle Organe stehen nach $^2/_5$. Die nähere Untersuchung lehrt, dass diese Einfachheit auf einem langen und komplizierten Weg zustande gekommen ist. Es war ein schwerer Irrtum, sie für primitiv zu halten. Zwei Umstände hätten von allem Anfang an hiervor warnen sollen: 1) die einheitliche Anordnung der ganzen Blüte nach demselben spiraligen Gesetz ist ganz und gar exzeptionell und wiederholt sich bei keiner zweiten Ranunculacee; 2) *Consolida* besitzt eine in allen übrigen Merkmalen stark abgeleitete Blüte. Daraus ziehen wir die Lehre, dass wir uns sehr hüten müssen bei den Ranunculaceen, einfache und einheitliche Anordnungen für primitiv zu halten, und dass wir bei jeder Blütenform streng darauf achten müssen, wie häufig sie auftritt und ob die Blüten, in denen wir sie beobachten, in ihren sonstigen Charakteren primitives oder abgeleitetes Gepräge haben. Diese Erfahrung wird uns bei unseren weiteren Studien von Nutzen sein.

Vorläufig begnügen wir uns mit dem Ergebnis, dass sich die Blüten aller zygomorphen Ranunculaceen auf denselben Grundplan zurückführen lassen.

Anhang. Ich möchte ausdrücklich feststellen, dass durch diese Auffassung der *Consolida*-Blüte alle Vorkommnisse, soweit sie ausreichend beschrieben sind, vollkommen verständlich werden. Leider ist bei den Blütenabnormitäten die genaue Stellung der zugewachsenen Blätter und Blättchen selten, der Gefässbündelverlauf nie untersucht worden, so dass die Mehrzahl dieser Beobachtungen ziemlich unverwertbar ist.

objektiv zu erörtern. Die Unzulässigkeit der alternisepalen Krone hat Goebel schon scharf betont. Leider wurden seine Feststellungen nie gebührend berücksichtigt.

Auf Payers Spaltungshypothese näher einzugehen, habe ich keinen Anlass. Ihr schwerster Fehler ist ihre Entbehrlichkeit. Sie führt aber ausserdem zu bedenklichen Hilfshypothesen und schafft eine unüberbrückbare Kluft zwischen den primitiven und den vorgeschrittenen Ranunculaceen. Davon kann man sich nur durch Studium von Payers Abhandlung selbst überzeugen.

Für die Beurteilung des Bauplanes der Blüten kämen folgende Fälle in Betracht:

1) Goebel (1886, p. 223). Ausreichend beschriebene Blüten von *C. arvensis* mit 4—6 rudimentären Blättchen, im Falle vollzähligster Ausbildung einzelne vor S_4 und S_5, Paare vor S_1 und S_3, genau wie bei *Delphinium*.

2) Eichler (1876, p. 167). Ganz unzulänglich beschriebene Blüten von *C. Ajacis* mit nur 3 überzähligen Blättchen, die in den drei vorderen Kelchlücken gestanden haben sollen. Wenn von den sonst latenten Anlagen nur die 3 ältesten entwickelt waren, mag das annähernd der Fall gewesen sein. Uebrigens erweisen sich Eichlers Angaben dort, wo ihm Alternationen aus theoretischen Gründen erwünscht waren, sehr oft als unzuverlässig *(Trollius, Callianthemum, Nigellastrum)*.

3) Rossmann (Bot. Ztg., 1862, p. 188). Sonst normale Blüte mit aufgespaltetem Spornpetal. Auch Goebels Fall deutet darauf hin, dass Aufspaltungen der verwachsenen Anlagen gelegentlich vorkommen.

4) Rossmann (ibid.), Blüten mit 4—7 Spornblätteru *(C. orientalis)*. Ganz unzulänglich beschrieben; es kann sich um Ausbildung der latenten Anlagen, aber auch um Füllung nach dem Typus b handeln.

5) Braun (1858, p. 362). *C. Ajacis* mit 4-, 6-, 7-zähligem Kelch. Vor den zwei Sepalen, die hinter der Medianachse am nächsten stehen, einzelne Spornpetala. Zahl der Staubzeilen jedesmal mit der der Sepalen isomer. Offenbar steht auch hier vor jedem Kelchblatt ein Kronprimordium vor jedem Kronprimordium eine Staubzeile.

Alle Fälle von Füllungen kommen für den Bau der Krone nicht in Betracht, sie scheinen durchwegs durch Umbildung von Staubblättern zustande zu kommen. Zwei Arten kenne ich aus eigener Anschauung:

a) (Bei *C. Ajacis* häufig.) Echte Kronblätter fehlen, Androeceum stark reduziert. Statt der äusseren Staubblätter (oft statt fast aller), ziemlich in $^3/_8$ Stellung zahlreiche Blätter von der Gestalt der Sepalen. Sie nehmen aber an ihrer Basis nicht fünf, sondern nur ein Gefässbündel auf [1]). Der von A. Braun (1858, p. 363) an erster Stelle beschriebene Fall scheint damit identisch zu sein.

b) (An *C. Olivieriana* beobachtet.) Das gewöhnliche Spornpetal vorhanden, ausserdem 1—2 Blätter von ähnlicher Gestalt, aber oben abgestutzt, die Honigtasche nicht gespornt, wohl aber leicht ausgehöhlt, die eine Spreitenhälfte manchmal schmäler entwickelt mit antheroidem Rudiment. Ein Hauptgefässbündel; Stellung staminal (d. h. einem Platze, der einem Kronblatt entspricht schief superponiert). Von diesem Fall scheinen die verschiedenen von Ramey bei Montmorency gefundenen *Consolida*-Blüten (Baillon 1863, p. 149) und die von Braun (1858, p. 363) an zweiter Stelle angeführten Blütenformen nur graduell abzuweichen. (Grad der spornigen Aussackung, grössere Zahl der zugewachsenen Blätter, gelegentlich Fehlen des normalen Spornpetals und dann natürlich plastisch regelmässiger Kelch.) Soweit die mangelhaften Beschreibungen ein Urteil zulassen, scheint es sich bei den Füllungsblättern auch hier durchwegs um transformierte Stamina zu handeln.

---

1) Eine ganz gleich geartete gefüllte Varietät bei *Nigella damascena* häufig kultiviert.

D. Die Tribus der Delphinieen und ihre Beziehungen zu *Nigella*.

Ich gebe zunächst eine kurze Zusammenfassung unserer bisherigen Ergebnisse, welche zugleich als Charakteristik der Tribus und ihrer drei Gattungen dienen mag:

1. Der Charakter der Tribus.

Kelch pentamer nach $^2/_5$, mit dem unpaaren Kelchblatt S_2 median-hinten, dieses helmig bis gespornt.

Krone, der Anlage nach oktomer, mit dem Kelch mediansymmetrisch zusammengeordnet: vor den 2 vorderen Kelchblättern S_1 und S_3 und vor dem median-hinteren S_2 stehen Paare von Kronprimordien, vor den beiden seitlichen S_4 und S_5 einzelne. (Entstehungsfolge wie beim Kelch nach $^2/_5$. Je zwei ein Paar bildende Primordien entstehen simultan.)

Kronanlage rein dialypetal oder partiell sympetal [d. h. je zwei ein Paar bildende Primordien sind kongenital miteinander verwachsen, so dass nur fünf voneinander getrennte (episepale) Primordien entstehen].

Die Kronblattanlagen in der erwachsenen Blüte ungleichartig entwickelt: die beiden median-hinteren (= Spornpetala) als Honigblätter ausgebildet; Nektarien taschenförmig, basal, zu weiten bis schlanken Spornen ausgezogen, diese in das helmige bis gespornte unpaare Kelchblatt versenkt. Diese Spornpetala sitzend oder gestielt, im Falle partieller Sympetalie vollständig miteinander verwachsen, so dass die beiden Blätter zusammen nur eine Spreite und einen Sporn zeigen. — Die 6 übrigen entweder vollkommen latent oder zu funktionslosen, kaum filamentlangen, aber petaloiden Blättchen ausgebildet. Seltener die 2 seitlichen (vor S_4 und S_5) von ähnlicher Grösse wie die Spornpetale, dann aber nektarsteril und ungespornt (vgl. *Delphinium*).

Androeceum 12—60 Stamina spiralig mit so viel Staubzeilen, als Kronprimordien entstehen, an diese anschliessend (also mit 8 oder 5).

Gynoeceum stets stark reduziert, kaum je mehr als 5 Carpelle; in der Regel 3 oder eins. Orientierung variabel. — Carpelle frei, mit zwei marginalen Reihen zwei-integumentiger anatroper Samenanlagen. Balgfrüchte.

Laubblatt palmat, gelappt bis tief geteilt, selten Segmente gestielt, oft durch wiederholte Spaltung in schmale Lacinien aufgelöst. Infloreszenz (soweit bekannt) in echten Trauben (diese zuweilen durch Sterilität der unteren Tragblätter armblütig). Blütenstiele mit 2 Vorblättern. Wuchs einjährig bis perenn.

2. Gattungsunterschiede.

Aconitum und *Delphinium*.

Kronanlage dialypetal, die beiden median-hinten stehenden Spornpetala zeigen deutlich 2 Spreiten und 2 Sporne.

Androeceum homodrom 8-zeilig, 3—5 Stamina pro Zeile.

Carpelle in der Regel 3.

Aconitum.

Die beiden Spornpetala stets vollkommen frei, viel kleiner als das gespornte Kelchblatt und in dieses an langen, schlanken Stielen ganz versenkt. Die übrigen Kronblätter fehlend oder reduziert.

Delphinium.

Die beiden Spornpetala meist vollkommen frei und sitzend, Sporne in den Kelchsporn versenkt, Spreiten exsert; die beiden seitlichen Kronblätter (vor S_4, S_5) zu genagelten, nektarsterilen, ungespornten Blättern ausgebildet. Die übrigen 4 Kronblätter fehlend oder reduziert.

Selten die vier oberen Kronblätter an der Basis mit ihren Rändern leicht zusammenhängend und dann die Spornpetala oft kurz gestielt *(§ Staphisagria).*

Consolida.

Kronanlage partiell sympetal, die beiden Spornpetala vollständig in ein Blatt mit nur einer Spreite und nur einem Sporn verwachsen.

Androeceum antidrom 5-zeilig. — 3 (selten 5) Stamina pro Zeile.

Carpell in der Regel nur eins.

Das einzige Spornpetal sitzend (zuweilen oberhalb der Honigtasche genagelt, dann aber Nagel meist geflügelt), nur der Sporn im Kelchsporn geborgen. Spreite exsert. (Bei genageltem Blatt oft nur mit der Spitze.) — Alle übrigen Kronblätter meist fehlend, seltener reduziert, nur ausnahmsweise nach Art der Spornblätter ausgebildet.

Abschluss und Vergleich mit *Nigella.*

Die Gruppe der zygomorphen Gattungen gewinnt dadurch, dass wir die Blüten aller auf den gleichen Grundplan zurückführen können, hohe Einheitlichkeit. Die Gesetzmässigkeit dieses gemeinsamen Grundplanes ist ziemlich eigenartig. Alle Formationen sind einander superponiert. Auf einen 5-zähligen Kelch folgt eine 8-zählige Krone und ein 8-zeiliges Androeceum. Der Uebergang von der quincuncialen Stellung zur $^3/_8$ Stellung wird durch die Krone hergestellt, deren 8 Glieder einerseits in $^2/_5$ Ordnung vor den Sepalen entstehen, andererseits die 8 Staubzeilen einleiten. Weiter ist interessant, dass die beiden Kreise, welche plastisch medianzygomorph geworden sind, in dieser Anordnung schon median-symmetrisch zusammengestellt sind. Um so höhere Bedeutung gewinnt es, dass sich der gleiche Grundplan nur bei einer einzigen anderen Ranunculaceensippe ausgebildet hat, und zwar bei derselben, bei der wir auch das Honigblatt gleichartig gebaut fanden: bei *Nigella.* Es unterscheidet sich im Grundplan der Blüte von *Delphinium* nur dadurch, dass das Gynoeceum weniger reduziert ± synkarp und oft ziemlich unbestimmt begrenzt ist (12—5). Sonst verhält sich alles gleich; selbst die Entstehungsfolge der 8 Kronblätter ist nach Payers Beobachtung hier die gleiche.

Ziehen wir das alles in Erwägung, so müssen wir auf eine nahe Beziehung zwischen *Nigella* und den zygomorphen Sippen schliessen. Dem stellt sich zunächst ein Hindernis in den Weg. Alles Gesagte gilt nur für die engere Gattung *Nigella*, wie sie Tournefort und Linnée begrenzt hatten. In der Gattung *Garidella*, die heute leider mit *Nigella* vermengt wird, ist die Krone zwar auch episepal, aber nur 5-zählig, und im stark reduzierten Androeceum lässt sich die Anordnung nicht mit voller Sicherheit feststellen. In den 50er und 60er Jahren, wo man das Spornblatt von *Consolida* für ein einfaches Organ hielt, konnten Payer und Braun, jeder nach seiner Weise, *Garidella* und *Consolida* genau so analogisieren, wie *Nigella* und *Delphinium*. Als man sich später zu der Auffassung entschloss, dass das *Consolida*-Petal zwei Blättern homolog sei, entfiel diese Analogie. Das braucht uns nicht abzuhalten, den Gedanken an einen näheren Zusammenhang der Nigellen und Delphinien weiter zu verfolgen. Es muss sich ja in nahe verwandten Gattungssippen nicht alles parallel verhalten. Die Tatsachen werden uns dabei nicht viel Schwierigkeiten bereiten, wohl aber die Theorien. Der Betrachtung der Ranunculaceenblüten wird heute in der Literatur eine prinzipielle Auffassung zugrunde gelegt, welche der Annahme einer näheren Verwandtschaft von *Delphinium* und *Nigella* in hohem Masse ungünstig ist.

Wir dürfen nicht weiterschreiten, ohne uns mit dieser Auffassung und den Gründen, auf welche sie sich beruft, auseinandergesetzt zu haben.

Wir unterbrechen zu diesem Zweck für einen Augenblick den Gang unserer Untersuchung [1]).

1) Ich darf nicht verschweigen, dass nach Eichler (1878, p. 171 und 175) *Nigella orientalis* vorwiegend mit einer Blüte K_5, C_5 (alternierend) aufträte. Ich glaube an die Existenz solcher Blüten nicht. Baillon, für den die Kronen der Nigellen hohes Interesse hatten, führt eine Reihe Merkmale an, durch welche *N. orientalis* und seine nächsten Verwandten (*Nigellastrum* Moench) eine leichte Sonderstellung einnehmen. Von einem Alternieren der Corolle aber weiss er nichts (1868, p. 11; 1863, p. 45). A. Braun rangiert *Nigellastrum* (1856, p. 366) unter die Nigellen mit $^3/_8$ Krone. Ich selber fand die Petalen bei dieser Sippe stets in genau derselben Stellung, wie bei den oktopetalen Arten, nur dass häufig statt 8 nur 7 oder 6 ausgebildet waren; ich zweifle nicht, dass gelegentlich auch nur 5 vorkommen. Diese müssen dann so stehen, dass sie bei nicht allzustrengen Anforderungen zu alternieren scheinen.

Bei *Nigellastrum* konkurrieren zuweilen mit den antidromen 13er Zeilen erheblich die homodromen 8er Zeilen. Abgesehen von *N. integrifolia* ist das Honigblatt der *Nigellastrum*-Arten weitaus das wenigst differenzierte von allen Nigellenpetalen. *Nigellastrum* könnte eine kleine rückständige Sippe darstellen, in welcher einzelne für die Nigellen charakteristische Merkmale noch nicht streng hereditär geworden sind. — Eichler selbst gibt zu, dass er einen besonders regelmässigen Einzelfall gezeichnet habe, und dass ihm zahlreiche Abänderungen vorgekommen seien, die er sich nicht erklären konnte.

II. Die Auffassung der Ranunculaceenblüte in Blütenmorphologie und Systematik.

a) Alexander Braun (1858). Die moderne Auffassung der Ranunculaceenblüte geht zurück auf Alexander Braun. Um die einzelnen Unrichtigkeiten, die sich in seine Darstellung dadurch eingeschlichen haben, dass er das Spornpetal von *Consolida* für ein einfaches Organ hielt, brauchen wir uns an dieser Stelle nicht zu kümmern. Hier interessiert uns seine prinzipielle Vorstellung vom Wesen und Entwicklungsgang der spiraligen Blüte (vgl. besonders 1858, p. 364—369). Diese ist in seiner Auffassung ein einheitliches Gebilde, dessen Gesetzlichkeit ausschliesslich auf der spiraligen Anordnung beruht. Die Unterschiede der verschiedenen Blütenformen beruhen auf der Verschiedenartigkeit der Divergenzwinkel. Den ursprünglichsten Fall stellen nach seiner Meinung solche Blüten vor, wo alle Organe in unbestimmt begrenzter Zahl vorhanden und ohne Prosenthese, ja auch ohne absatzweise Aenderung des Divergenzwinkels auf einer kontinuierlichen Spirale angereiht sind *(Calycanthus)*. Von da führt die Entwicklung weiter zu Blüten, wo einzelne „Abschnitte der Metamorphose" ihre Gliederzahl zyklisch begrenzt haben, und weiter zu solchen, wo in den verschiedenen Abschnitten auch verschiedene Divergenzen sich ausgebildet haben:

Consolida (Garidella)	$K^2/_5 \mid C^2/_5 \mid A^2/_5$ ($^3/_8$)
Delphinellum, Nigella	$K^2/_5 \mid C^3/_8 \mid A^3/_8$
Staphisagria, Nigellastrum	$K^2/_5 \mid C^3/_8 \mid A^8/_{21} - {}^{13}/_{34}$

Durch Einschiebung von Prosenthesen entstand dann Alternation zwischen den beiden äusseren Kreisen *(Ranunculus)* und schliesslich zwischen allen Kreisen *(Aquilegia)*. Diese Blüten vermitteln den Uebergang zu den echt euzyklischen Blüten. So weit Alexander Braun.

Er legt, wie wir sehen, noch Wert auf Unterschiede in den Divergenzen, die nur mehr halbe Grade betragen und weder das Leben noch die Gestalt der Blüte beeinflussen; er betrachtet das Durchlaufen der Spirale, das Beibehalten der gleichen Divergenz, weil es das Einfachere und Einheitlichere ist, auch als das Ursprünglichere, ohne danach zu fragen, ob die Begleitumstände, unter denen dies Einfachere und Einheitlichere auftritt, die Ursprünglichkeit auch verbürgen. Das waren stark formalistische Züge.

Gerade an diesen hält die Blütenmorphologie fest, obgleich die Tage der idealistischen Spiraltheorie vorbei sind und die ursprüngliche Einheitlichkeit der Ranunculaceenblüte längst nicht mehr über alle Zweifel erhaben ist. Die starken Seiten seiner Darstellung, das strenge Achten auf Konstanz und Gesetzmässigkeit, wo immer sie begegnen, fand weniger Nachahmung.

A. Braun wäre es nie eingefallen, spiralige Blüten, in denen gesetzmässig begrenzte Kreise vorkommen, als azyklisch auszugeben.

b) Eichler (1878). Eichler steht zunächst auf dem Boden der Braunschen Ideen. Auch für ihn ist die spiralige Blüte von allem Anfang an ein einheitliches Gebilde, und die Betrachtung der Divergenzwinkel steht auch bei ihm im Vordergrund. Zugleich schafft er eine Auffassung, welche heute noch die Blütenmorphologie beherrscht. Er identifiziert den Gegensatz zwischen quirlig und spiralig anfgebauten Blüten mit dem zwischen zyklischen und azyklischen Blüten. Jede rein spiralige Blüte ist in seinen Augen auch azyklisch, als hemizyklisch gelten erst solche, wo Kelch- und Kronkreis miteinander alternieren (etwa *Isopyrum*). Das hängt mit Eichlers hart verfochtener Ueberzeugung zusammen, dass für zyklische Blüten Alternieren der Kreise typisch sei. Ich habe hier nicht zu untersuchen, wie weit diese Auffassung bei anderen Angiospermenblüten sich bewährt. Bei den Ranunculaceen ergibt sich zunächst die unliebsame Folge, dass nicht nur *Helleborus* und *Adonis*, sondern auch *Garidella, Nigella, Aconitum* und *Delphinium* als azyklisch bezeichnet werden müssen, obgleich bei allen der Kelch, bei den letzten vier auch die Krone einen geschlossenen Kreis von bestimmt begrenzter Gliederzahl vorstellt. Nicht minder misslich ist es, dass ganz gleich gebaute Perianthe das eine Mal als zyklisch *(Isopyrum)*, das andere Mal als azyklisch *(Helleborus)* bezeichnet werden müssen.

So weit handelt es sich nur um terminologische Unzukömmlichkeiten. Dabei bleibt es aber nicht. Weil Eichler diese „rein spiraligen" Blüten auch für „azyklisch" hält, sucht und findet er in ihnen keine anderen Gesetzmässigkeiten als solche, die sich aus der „spiraligen" Anordnung ergeben. Er beschreibt und vergleicht sie nur nach Divergenzwinkeln. Blüten nach der Formel $K^2/_5 \mid C^3/_8 \mid A^3/_8 \ldots$ findet er bei *Delphinium* und *Nigella*, Blüten nach $K^2/_5 \mid C^3/_8 \; A^8/_{21} \ldots$ bei *Delphinium* und *Helleborus*, ja auch bei *Adonis*. Die wirklich vorhandenen Aehnlichkeiten und Unähnlichkeiten werden vollkommen verschleiert, und die meisten Gattungen erscheinen variabler, als sie sind.

Die „Azyklie" dieser Blüten wird wörtlich genommen. Als ob in diesen Blüten noch gar keine Konstanz von Stellungen sich herausgebildet hätte, mutet ihnen Eichler zu, sie könnten sich noch in „hemizyklische" umbilden, d. h. in solche, wo Kelch und Krone alternieren.

Solche hemizyklische Blüten sucht er in fast allen Gattungen nachzuweisen (*Helleborus foetidus* „bisweilen"; *Nigella orientalis* „häufig";

Consolida „im Typus"). Bei allen diesen Arten findet Eichler daneben auch noch die ursprüngliche, azyklische Blütenform; insbesondere auch bei *Consolida*, wo er in den Braunschen Fällen eine ausnahmsweise auftretende Corolle $K^2/_5 \mid C^2/_5 \mid A^2/_5$ erkennt. Eben an diesen Vorkommnissen demonstriert er, wie „leicht in dieser Familie der Uebergang zyklischer zu azyklischer Stellung" sich vollziehe, und kommt zu dem Schlusse, dass bei den spiraligen Ranunculaceenblüten „grosse Unbeständigkeit in den Zahlenverhältnissen und Strukturen" bestehe (1878, p. 167 und 175). Für Eichlers Lehre fehlt jedes Tatsachenfundament. Schwankungen im „genaueren" Wert des Divergenzwinkels, unbestimmte Begrenztheit einer spiraligen Formation und Unbeständigkeit in den Blütenstrukturen sind drei ganz verschiedene Dinge. Welchen Wert überhaupt die Beschreibung spiraliger Stellungen durch Divergenzwinkel besitzt, welche Bewandtnis es mit der Eichlerschen *Consolida*-Corolle, mit den Braunschen Fällen, mit der hemizyklischen Blüte von *Nigellastrum* hat, haben wir im ersten Abschnitt ausführlich erörtert. Die einzige gut gewährleistete Tatsache, die K_5C_5-Blüte bei *Helleborus foetidus*, beruht, wie wir später sehen werden, nicht auf „Unbeständigkeit der Zahlenverhältnisse und der Struktur", sondern entsteht innerhalb der klar umschriebenen Variationsbreite dieser Art als nicht häufiger, aber ganz verständlicher Grenzfall.

Durch Eichlers Schilderung der Ranunculaceen empfangen wir nicht die leiseste Andeutung, auf welchem Wege die heutigen Formen entstanden sind, und in welchem Zusammenhang sie zueinander stehen. Die einzige Formfortbildung, die Beachtung findet, der Vorschritt von „azyklischen" Blüten zu solchen, bei denen Kelch und Krone miteinander alternieren, ist ja nach Eichler bei keiner Sippe ausgeblieben. Selbst bei *Adonis* entdeckt Eichler Uebergänge zur Alternanz (1878, p. 163). — Hier erscheinen die Ranunculaceen noch immer als das, als was sie so oft bezeichnet worden sind, als Schulbeispiel einer „famille par enchaînement". Vergessen wir nicht, dass Mirbels geistreich geprägtes Wort weit mehr geeignet ist, den Zustand unserer Kenntnisse zu bezeichnen, als den Charakter einer natürlichen Familie. Unsere Kenntnisse mögen par enchaînement zusammenhängen, die Formen der Natur aber haben stärkere Zusammenhänge. Jede „famille par enchaînement" ist eine unaufgeklärte Familie. Wohl mögen die Formenkreise einzelner Familien so dezimiert auf uns gekommen sein, dass wir uns auf die Dauer begnügen müssen, ihre Gattungen durch wechselnde Merkmale Glied um Glied aneinander zu fügen; wir müssen uns aber klar sein, dass der Systematiker, indem er dies tut, die Waffen streckt. Dazu dürfen wir uns nicht entschliessen, solange noch die geringste Aussicht vorhanden ist, einen Formenkreis in seinem Werden zu begreifen. Bei den Ranunculaceen sind unsere Mittel noch nicht erschöpft. In Eichlers Darstellung freilich und in den durch sie beeinflussten Systemen sieht die Lage ziemlich hoffnungslos aus; aber Eichler hat die Ranunculaceen gar nicht in ihrem Innern angefasst. Er hat nur auf jene

Formumbildungen geachtet, durch welche die Ranunculaceenblüte von ihrem spiraligen Charakter einbüsst und in ihrem Aufbau Aehnlichkeit gewinnt mit gewöhnlichen zyklischen Blüten. Die Formen, die den spiraligen Bau zu wahren schienen, betrachtete er a priori als primären Schwarm. Gerade an solchen Blüten aber, die nicht wie *Coptis* oder *Xanthorrhiza* hinüberschwenken zu anderen Formenkreisen, sondern durch und durch Ranunculaceen geblieben sind und trotzdem die Zeichen starker Ableitung an sich tragen, müssen Tatsachen kund werden, die Bedeutung haben für das Verständnis der Familie.

Alexander Braun, stets ein guter Führer, hat auch hier den richtigen Weg gewiesen und bei seinem Versuch, die Formenwelt der Ranunculaceen aufzuklären, die zygomorphen Blüten zum Ausgangspunkt genommen. Freilich, er hat den Versuch unter Voraussetzungen unternommen, die sich nicht bewährt haben. Soll uns das abhalten, seiner Führung unter besseren Voraussetzungen zu folgen?

Wir haben im ersten Hauptabschnitt in dankbarer Benützung von seiner und Payers unvergänglicher Arbeit, unterstützt durch weitere Tatsachen, die diesen Forschern unbekannt sein mussten, die zygomorphen Blüten noch einmal studiert und uns überzeugt, dass bei ihnen in der Begrenzung der einzelnen Organkomplexe, in der stets gleichmässigen Anordnung der Krone vor dem Kelch, der Staubzeilen vor der Krone Gesetzmässigkeiten zutage treten, die als blosse Folge spiraliger Anordnung nicht verständlich sind. Wir wollen im nächsten Abschnitt den Versuch machen, ob uns das an den Delphinien Gelernte nicht helfen kann, auch andere Ranunculaceenblüten in ihrem Aufbau besser zu verstehen.

Wenn ich anhangsweise hier unsere beiden modernsten Ranunculaceensysteme einer Betrachtung unterziehe, so leiten mich dabei verschiedene Gründe:

Ich möchte zunächst zeigen, dass Eichlers Lehre noch unbestritten gilt, dass die Systematiker den taktischen Aufbau der Blüte wegen seiner „Unbeständigkeit" zur Ausmittelung verwandtschaftlicher Beziehungen für ungeeignet halten.

Ich möchte weiter zeigen, zu welchen Ergebnissen dies Verhalten geführt hat.

Schliesslich darf man mit Recht erwarten, dass in diesen Systemen, eben weil sie den Blütenbau gar nicht berücksichtigen, andere etwa vorhandene verwandtschaftliche Beziehungen desto deutlicher zum Ausdruck kommen.

C. Prantl (1887 und 1891). Prantls System (1891, p. 55) — heute wohl das verbreitetste — steht ganz auf dem Boden von Eichlers Lehre. Die Delphinien und Aconiten werden auf Grund des gespornten Honigblattes mit *Aquilegia* zusammengestellt, dessen Blüten fast euzyklisch sind. Nicht besser ergeht es den Nigellen, die weit entfernt von *Delphinium* in eine Gruppe eingereiht werden, wo sonst, abgesehen von *Anemonopsis*, nur Formen mit alternisepalen Kronen vorkommen. An zweitem Orte (1887, p. 241) gesteht der Autor selber, dass sie hier isoliert stehen. Aehnlichkeiten im Blütenbau wird hier, ganz im Sinne Eichlers, keine Bedeutung beigemessen; der Systematiker behilft sich mit anderen Merkmalen. Bei den Helleboreen scheidet

er zunächst die Zygomorphen mit *Aquilegia* auf Grund des gespornten Honigblattes aus; dann bringt er die übrigen Gattungen in zwei Gruppen:

A. a) Sklerenchymring im Stengel fehlend, Blätter einfach, selten 3-zählig zusammengesetzt: *Caltha, Trollius, Callianthemum* (3-zählig), *Helleborus, Eranthis.*

A. b) Sklerenchymring vorhanden, Blätter 3-zählig oder fiedrig zusammengesetzt: *Nigella (!), Leptopyrum, Isopyrum, Coptis (!), Xanthorrhiza (!), Anemonopsis, Actaea.*

Es bedarf nicht vieler Ueberlegung, um zu erkennen, dass die hier benutzten Merkmale zur Charakterisierung grösserer phylogenetischer Gruppen ganz ungeeignet sind. Ausbildung von Spornen an den stets ausgehöhlten Nektarien, Selbständigwerden der Blattsegmente durch immer tiefere Teilung der Spreite, Zustandekommen eines Festigungsringes im Stengel, das alles sind nur Etappen auf dem Weg von einfacherem zu komplizierterem Bau bestimmter Organe, der füglich in jeder Untersippe eintreten kann. Ein Seitenblick auf die Anemoneen belehrt uns, dass alle Fortschrittsstufen gelegentlich je in einer einzigen Gattung nebeneinander vorkommen [1]).

Der Unterschied zwischen den einzelnen Verwandtschaftsgruppen kann nicht darin liegen, ob ein solcher Forschritt sich überhaupt vollzieht, sondern in welcher besonderen Form er eintritt. Gerade diese Seite wird hier ganz ignoriert. Ich will die heikle Frage, wo das einfache Blatt aufhört und das zusammengesetzte anfängt, ganz unberührt lassen. Mag man das in feine Lacinien aufgelöste Blatt von *Nigella* so oder so betrachten, jedenfalls herrscht bei ihm ein ganz anderes Teilungsprinzip, als bei den ternaten Blättern von *Isopyrum* und *Coptis*. — Wenn der Unterschied zwischen einfachem und zusammengesetztem Blatt schon so grosse Bedeutung haben soll, warum verliert er sie, wenn Spornung des Honigblattes eintritt? (*Delphinium* und *Aquilegia.*) Ueber die Bedeutung des Spornmerkmales selbst haben wir schon gesprochen (p. 18).

Am schlimmsten kommen die anatomischen Merkmale weg. Was Prantl unter einem Sklerenchymring versteht, wird uns nirgends gesagt und lässt sich auch aus der Anordnung der Gattungen nicht erraten. Bei strenger Fassung des Begriffes müsste eine einheitlich gebaute Sklerenchymscheide den ganzen Zentralzylinder umziehen; dann wird in Gruppe A. b die Einordnung von *Nigella* unmöglich, die von *Coptis* mindestens bedenklich. Begnügt man sich, *Nigella* zuliebe, mit einem aus Bastkappen und interfascikularen Sklerenchymbrücken zusammengefügten Ring, so fliessen die beiden Gruppen A. a und A. b ineinander; denn bei den meisten bisher untersuchten *Trollius*- und *Helleborus*-Arten sind die Zellwände des interfascikularen Gewebes merklich verdickt und verholzt. Keinesfalls aber kann man den Begriff des Sklerenchymringes so nachsichtig fassen, dass er auf *Xanthorrhiza* passte: seine Bastkappen sind voneinander gänzlich isoliert [2]).

Bei konsequenter Anwendung der von Prantl benützten Merkmale sind von den vierzehn aufgestellten Helleboreengattungen vier im System nicht unterzubringen (*Nigella, Xanthorrhiza, Callianthemum, Coptis*) [3]).

---

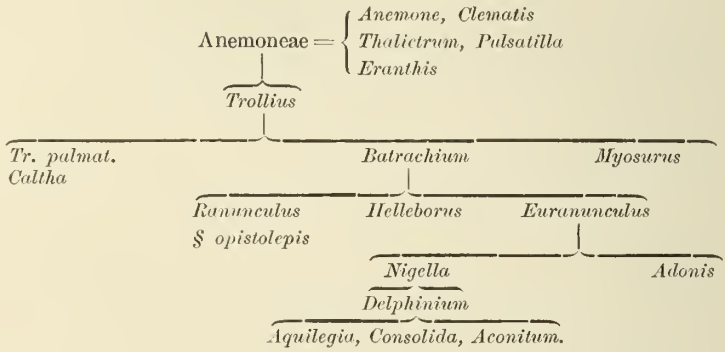
1) 1. *Pulsatilla patens,* Bastkappen fehlen; *P. vernalis,* Bastkappen vorhanden; *P. vulgaris* und *pratensis,* Bastkappen und Sklerenchymbrücken schliessen einen mechanischen Ring (Meyer, 1885, p. 17). — 2. *Ranunculus*: alle Stufen von ungeteilten Laubblättern bis zu solchen mit gestielten Segmenten.

2) Vergl. für *Nigella, Trollius, Helleborus*: Meyer (1885), für *Coptis* und *Xanthorrhiza* meine eigenen Ausführungen (Abschnitt III D, p. 48).

3) Ich halte mir vollkommen vor Augen, dass es gerade in guten phylogenetischen Systemen oft gar nicht leicht ist, die Hauptgruppen so zu diagnostizieren, dass alle

Kaum glücklicher war Prantl bei den Anemoneen (1891, p. 61). Auch hier werden die Hauptgruppen auf sehr bedenkliche Merkmale gegründet. Das erste (Sa mit 1 oder 2 Integumenten) reicht bei den Helleboreen knapp aus, um *Leptopyrum* Rchb. von *Isopyrum* generisch zu trennen, das andere (Sa hängend oder aufrecht) hält bei *Adonis* nur Sektionen auseinander und musste bei *Myosurus* erst zurecht gedeutet werden.

c. Delpino (1899). Ganz anders fasst Delpino die Sache an. Er legt den Hauptwert auf die Nektarien und Blütenstände. Er macht aus *Cimicifuga, Actaea; — Xanthorrhiza; — Coptis, Isopyrum; — Hydrastis* wegen ihrer Trauben mit vorblattlosen Blüten einen besonderen Stamm (Cimicifugae) und gliedert den Rest ohne Rücksicht auf die Art der Placentation nach Nektarienmerkmalen (Grube, Tasche, beschuppte Tasche, röhriger Becher, Sporn).



Wenn Delpino die strenge Trennung der Helleboreen und Anemoneen aufhebt, so ist das nicht so schlimm; aber Formen, wie *Nigella* und *Delphinium*, aus solchen, die gleich ihnen vielsamig sind, über solche hinweg ableiten, bei denen strengste Einsamigkeit hereditär geworden ist, das dürfte doch nicht angehen.

Auch wenn Delpino einen wichtigen Gegensatz darin sieht, ob die Blütenstiele in traubigen Infloreszenzen Vorblätter tragen oder nicht, so wird man, wie die Dinge hier liegen, keinen Anstand daran nehmen. Wenn er aber in diesen Gegensatz auch jene Gattungen einbezog, bei denen sich traubige Blütenstände nicht ausgebildet haben, und diese Gattungen alle in engeren Zusammenhang brachte mit denen, in deren Trauben die Blütenstiele Vorblätter tragen, so lag dafür kein zureichender Grund vor.

Dem Grundplan der Blüten wird auch hier jede Bedeutung aberkannt. Man beachte nur, wie von *Trollius* her über *Batrachium* eine alternierende Corolle bei *Euranunculus* sich ziemlich gut fixiert, bei *Nigella* einer episepalen Krone weicht und bei *Aquilegia* wieder auftaucht. Das ist eine fast unheimliche Plastizität. An den Grundplan der Blüten hat Delpino gar nicht gedacht.

Das etwas flüchtig hingeworfene System des geistvollen Biologen enthält glückliche Gedanken. Soweit die Morphologie des Honigblattes in Betracht kommt, ist die direkte Linie von *Trollius* zu *Nigella* und *Adonis* organo-

---

Gattungen umspannt sind. Die Schwierigkeit entsteht aber dann bei den zurückgebliebenen Gattungen der Sippe, die dem gemeinsamen Formenkreis, aus dem auch andere Sippen hervorgegangen sind, noch nahestehen; nicht bei so vorgeschrittenen Formen, wie *Nigella* und *Xanthorrhiza*, wo die Charaktermerkmale doch schon ausgebildet sein müssen.

phyletisch unzweifelhaft richtig gezogen. Die Idee aber, die ganz anders gestalteten Honigblätter von *Anemone*, *Eranthis*, *Helleborus*, *Aquilegia* an diese Linie an allen möglichen Punkten anzugliedern, war ein bedenklicher Missgriff, und die so auffallende Aehnlichkeit der Honigblätter bei *Helleborus* und *Isopyrum* durfte gerade in diesem System nicht ignoriert werden.

Wir sehen in diesen beiden modernen Systemen der Reihe nach verschiedene Merkmale in den Vordergrund gerückt; der Aufbau der Blüte wird beide Male beiseite geschoben. Es kommen unbefriedigende Systeme zustande, in denen nicht einmal die Merkmale, auf die das Hauptgewicht gelegt wird, zu ihrem Rechte kommen.

Den Unbefangenen kann dieser zweifellose Misserfolg nicht befremden. Wie konnte man sich Hoffnung machen, ohne Berücksichtigung des Blütenbaues Ordnung zu schaffen in einem Formenkreis, der sich gerade durch die Mannigfaltigkeit des Blütenbaues auszeichnet?

III. Entwicklungswege bei den Helleboreen.

Wie wir im vorigen Abschnitt gesehen haben, beruht die heutige Beurteilung der „spiraligen" Ranunculaceenblüte auf der fundamentalen Vorstellung, dass diese Blüte ihrem Ursprung nach ein einheitliches Gebilde sei, dessen Aufbau durch ein spiraliges Gesetz beherrscht wird. Zur Zeit, als diese Vorstellung entstand, sah man noch in der Spiraltendenz ein dem Sprosswachstum immanentes Prinzip und in den aneinander gereihten Blattformationen der Blüte eine Stufenfolge durchwegs aufsteigender Metamorphosen. Die idealistische Spiraltheorie hat längst ihren Zauber verloren, und eine Reihe wichtiger Tatsachen [1]) drängt uns zu der Ueberzeugung, dass in der Ranunculaceenblüte zwei ursprünglich heterogene Komponenten miteinander verbunden sind:

1) Der eigentliche Blütenkonus, der auf seiner Fläche mit Sexualorganen dicht besetzt ist, in seiner Randzone aber mit Honigblättern, die durch Umbildung aus Staubblättern hervorgehen.

2) das Perianth, das aus transformierten Laubblättern besteht, die unter Verdichtung ihrer Stellung vom Stengel her an den eigentlichen Blütenkonus herangerückt sind.

Ich hielte es für unvorsichtig, der nun folgenden Untersuchung der Stellungsverhältnisse diese moderne Auffassung wie einen unumstösslichen Lehrsatz zugrunde zu legen; denn die Tatsachen, mit denen wir uns hier beschäftigen werden, sind geradezu ein letzter Prüfstein für die Richtigkeit dieser Auffassung. Wir dürfen die primitive Ranunculaceenblüte von vornherein weder als einheitliches Gebilde, noch als Fusion zweier heterogener Elemente betrachten, sondern müssen die einzelnen Teile der Blüte, Formation um Formation, jeden in seiner eigenen Gesetzlichkeit studieren. Sollte etwa bestimmten Teilen oder gar allen die gleiche Art der Gesetzmässigkeit innewohnen, so muss sich das bei der näheren Untersuchung von selbst ergeben. Wir beginnen mit den Perianthen.

1) Die hier in Betracht kommenden Tatsachen finden sich, im verschiedenartigsten Sinne beleuchtet, bei: Payer (1854, p. 245—261), Baillon (1863, 1868), Goebel (1886, p. 217—229; 1900, p. 152 u. 726), Drude (1887, p. 245), Prantl (1887), Čelakowsky (Böhm. Gesellsch. d. Wiss., 1896, 1900), K. Schaffnit, Ueber die Nektarien der Ranunculaceen (Inaug.-Diss. Erlangen, 1904).

A. Die Perianthe.

Die überwiegende Mehrzahl der Perianthe stellt bei den Helleboreen fünfzählige geschlossene Kreise dar, die quincuncial entstehen und sich morphologisch von den pentameren Kelchen und Perianthen anderer Angiospermenblüten nicht unterscheiden. Diese Form fehlt bei keiner Gattung gänzlich und ist bei mehr als zwei Dritteil derselben strenge konstant oder doch weitaus vorherrschend.

Strenge konstant: *Consolida, Delphinium, Aconitum, Nigella, Garidella; Aquilegia, Xanthorrhiza; Callianthemum (?);* nahezu strenge konstant: *Helleborus;* weitaus vorherrschend: *Isopyrum, Leptopyrum* und wohl auch *Coptis;* endlich bei einem Dritteil der *Trollius*-Arten.

Bei *Actaea* und *Cimicifuga* treten neben den pentameren Perianthen varietätsweise auch tetramere auf, und zwar so häufig, dass sie als vorherrschend bezeichnet werden könnten. Da diese tetrameren Perianthe sich aus 2 dekussierten Blattpaaren aufbauen, der Wechsel zwischen vier- und fünfzähligen Blütenhüllen bei nahe verwandten Formen auch in anderen Angiospermensippen häufig ist, hat dieser Fall nichts besonders Auffälliges. Solche tetramere Varietäten sollen auch bei *Isopyrum, Leptopyrum* und *Coptis* neben den dort vorherrschenden pentameren Perianthen vorkommen; keinesfalls sind sie dort häufig. Relativ öfter finden wir bei diesen Gattungen sechszählige Perianthvarietäten, die sich wie bei den zyklischen Blüten aus zwei alternen Dreierwirteln aufbauen. *Eranthis* zeigt dann den Fall, dass wenigstens in einem Teil der Gattung *(E. hiemalis)* diese hexamere Form vorherrschend geworden ist. Soweit haben wir noch kein Vorkommnis gefunden, das nicht bei anderen Angiospermenblüten sein Analogon hätte.

Es bleiben uns noch die Gattung *Caltha* und zwei Dritteil aller *Trollius*-Arten [1]), bei denen die Perianthe unbestimmt begrenzt sind (5 bis 12 und mehr Blätter) [2]). Wenn man die räumliche Anordnung bei einer grösseren Anzahl prüft und sich dabei frei hält von der Neigung, diejenigen Fälle, welche sich am leichtesten schematisieren lassen, für die wichtigsten zu halten, so muss man zu der Ueberzeugung kommen, dass hier eine bestimmte Form der Gesetzmässigkeit nicht zur Ausbildung gelangt ist. Ganz allgemein gilt freilich die Regel, dass die ersten Blätter Anschluss an die Laubblattspirale haben und ihre $^2/_5$ Ordnung fortsetzen [3]); aber längstens beim 6. oder 7. Blatt wird auffällig, dass die späteren Blätter diese Ordnung nicht streng einhalten; sie treten nicht, wie sie nach $^2/_5$ Ordnung sollten,

1) Das monotypische *Anemonopsis macrophylla,* das sich ganz ähnlich zu verhalten scheint wie die hier besprochenen *Trollius*-Arten, lasse ich vorläufig beiseite. Hier, wo es sich um die Grundlegung der Auffassung handelt, dürfen nur Formen herangezogen werden, die der Untersuchung in ausgedehnterem Masse zugänglich sind.

2) *Tr. europaeus, asiaticus* etc., auch *Tr. lilacinus.*

3) Auch die determinierten Perianthe zeigen, soweit die mit einer Blüte abschliessende Achse Laubblätter trägt, Anschluss an die $^2/_5$ Spirale des Stengels (*Garidella, Nigella, Helleborus*).

vor Blatt 1 oder 2, sondern erscheinen etwas gegen die diesen Blättern vorangehenden Lücken verschoben; je weiter man vorschreitet, desto genauer treten die Blätter in die Lücken, die sie vorfinden. Dies der allgemeine Verlauf. Im einzelnen herrscht ziemliche Mannigfaltigkeit. Oft wird die $^2/_5$ Ordnung schon lange vor dem 6. Blatt gestört, die späteren Blätter überspringen oft eine oder mehrere Lücken [1]) und besetzen andere doppelt. Zuweilen entstehen Anordnungen, die mit spiraliger Stellung keine Aehnlichkeit mehr haben. So sind bei *Caltha* Fälle gar nicht selten, wo in die beiden Lücken zwischen Blatt 1 und 2 je 2 Blätter mit aufsteigender Deckung sich einschieben. Wirkliche Gesetzmässigkeit tritt erst dann ein, wenn diese Perianthe sich durch starke Reduktion auf einen geschlossenen Kreis begrenzen. Es kommen dann dieselben pentameren Perianthkreise zustande, die bei den meisten Gattungen weitaus vorherrschen. Der Fall begegnet bei *Caltha* varietätsweise sehr oft und ist für ein Drittteil der *Trollius*-Arten typisch [2]).

Soweit die Tatsachen. Sie stehen im besten Einklang mit der Vorstellung, dass die Perianthe ihrem Ursprung nach Laubblatthüllen sind, die sich erst im Laufe der Zeit dem mit Sexualorganen besetzten Blütenkonus angeschlossen haben. — Die Perianthblätter hätten dann die $^2/_5$ Stellung, mit der ihre Blätter einsetzen, hereditär vom Stengel mitgebracht. An der Randzone des Blütenkonus aber finden sie andere räumliche Verhältnisse vor; dort bleiben die internodialen Streckungen der Achse aus, die rasch eintretenden Superpositionen würden zur vollständigen Deckung der älteren Blätter durch die jüngeren führen. Sowohl der Knospenschutz wie die Schauwirkung finden bessere Förderung, wenn diese Deckungen unterbleiben, und es kann darum nicht überraschen, wenn die mitgebrachte Stellungsgewohnheit in diesem Sinne modifiziert wird. Der Mangel einer definitiven Ordnung bei den noch unbegrenzten Perianthen würde dahin aufzufassen sein, dass die beiden wirksamen Faktoren, die alte Stellungsgewohnheit und der Einfluss der neuen Bedingungen sich noch nicht ins Gleichgewicht gesetzt haben. Der Fortgang des hier eingeleiteten Umformungsprozesses wurde bei den meisten Arten durch den Eintritt starker Reduktionen überholt. Da auf den Laubblattstengeln der Helleboreen durchwegs $^2/_5$ Stellung herrscht, ist es nur begreiflich, dass sich bei den meisten Formen $^2/_5$ Perianthe determiniert haben. Der Mangel einer definitiven Ordnung in den unbegrenzten Perianthen macht aber das gelegentliche Auftreten anderer Zahlenvarietäten ebenso verständlich; das gilt besonders für die hexamere Form, da ja das 6. Blatt fast immer mit dem 1. und 3. halb und halb in Alternation steht, so dass bei der Reduktion auf 6 Blätter zwei trimere alternierende Wirtel fast schon gegeben sind (Diagr. VI).

Das Perianth der Helleboreen entbehrt also in der ursprünglichsten Gestalt, in der wir es kennen, jeder strengeren Gesetzmässigkeit in Zahl

1) Gute Beispiele bei Goebel, 1886, Taf. XII, Fig. 21 u. 22.

2) *Tr. pumilus, laxus, patulus, Ledeburi.*

und Stellung seiner Glieder, es unterliegt aber frühzeitig starken Reduktionen und hat sich auf diesem Wege bei der Mehrzahl der Gattungen in streng gesetzmässigen Formen determiniert, die ganz und gar denen gleichen, die wir auch bei zyklischen Blüten finden.

B. Die Sexualformationen.

Für die Perianthe der Helleboreen fanden wir es charakteristisch, dass bei ihnen im ursprünglichen, noch unreduzierten Zustand eine ständige Form der Anordnung fehlt, und dass im reduzierten Zustand ihre Gliederzahl streng begrenzt ist. Die Sexualformationen bieten in diesen beiden Punkten ein ganz anderes Bild. Bestimmte Begrenzung der Gliederzahl ist selten, die räumliche Anordnung der Glieder zeigt aber schon in den primitivsten Fällen eine klare Form der Gesetzmässigkeit.

Die Gynöceen. Zunächst wenige Worte über das Gynoeceum. Im Gegensatz zu den auch sonst rückständigen Anemoneen ist bei den Helleboreen die Zahl der Carpelle schon früh starken Reduktionen unterworfen. Doch finden sich auch bei vorgeschrittenen Gattungen noch Arten mit 10—12 Fruchtblättern (*Nigella* p. p.), und strengste Konstanz wird selten erreicht *(Consolida)*. Für die Entwicklung des Blütenbaues bleiben diese Vorgänge ohne Folgen. Als letzt entstehende Glieder können die Carpelle die Anordnung der anderen, vor ihnen angelegten Organe nicht mehr beeinflussen und sie sind ihrerseits von diesen wieder ziemlich unabhängig. In ihrer Stellung am freien Ende des Torus haben sie ein geschlossenes Areal für sich, wo sie sich ziemlich frei rangieren können. Nächstverwandte Gattungen verhalten sich oft ganz verschieden (*Consolida* G_1, *Delphinium* G_3). Wo die Carpelle noch in ursprünglicher Vielzahl vorhanden sind, setzen sie deutlich die Ordnung des Staminalsystems fort.

Die Andröceen. Wir halten uns in erster Linie an die so weitaus vorwiegenden Blüten mit $^2/_5$ Perianth. — Das erste, was uns auffällt, ist, dass die Andröceen im schroffen Gegensatz zum Perianth nie bestimmt begrenzt sind, auch dann nicht, wenn sie statt spiralig in simultanen Quirlen auftreten; die Zahl der Wirtel ist dann unbestimmt begrenzt. Da *Aquilegia* 6—10, *Xanthorrhiza* 1—2 pentamere, mit einander alternierende Wirtel hat, und in diesen Blüten auch stets 5 Perianth- und 5 Honigblätter auftreten, so erscheinen sie, abgesehen vom Gynoeceum, das nicht immer rein fünfzählig auftritt, ganz aus isomeren Kreisen aufgebaut. In diesen auffallend abgeleiteten Fällen ist die räumliche Anordnung bei Perianth und Androeceum die gleiche. — Hieran schliesst sich *Consolida*, wo sich vor jedem der 5 Sepalen eine Staubzeile aufbaut, und weiter *Garidella*, wo mit den auch dort vorhandenen 5 antidromen Staubzeilen 8 homodrome konkurrieren. Das leitet hinüber zu den Blüten von *Nigella, Delphinium* und *Aconitum*, wo die Andröceen echt 8-zeilig sind und zwischen Perianth und Androeceum ausgesprochene Anisomerie herrscht. Sie wird aber ausgeglichen durch die Honigblätter, die in ihrer

Zahl mit den Staubzeilen, in ihrer Entstehungsfolge mit den Perianthblättern übereinstimmen. In § *Nigellastrum* finden wir dann Andröceen, die zwischen 8-Zeiligkeit und 13-Zeiligkeit schwanken. — Bei allen übrigen Gattungen finden wir in normalen Blüten nie unter 13 Zeilen, und es fehlt jede einfache numerische Beziehung zwischen Androeceum und Perianth.

Indem wir die Reihe dieser Gattungen nochmals durchlaufen, finden wir am Anfang gesporn te Honigblätter, dann die hochdifferenzierten von *Eunigella* und *Garidella*, dann die relativ einfachen von *Nigellastrum*, und schliesslich bei den Gattungen mit mindestens 13-zähligen Andröceen Honigblätter, gegen welche die von *Nigellastrum* noch kompliziert erscheinen. Hier finden wir auch merkliche Inkonstanz in der Zahl der Honigblätter, während bei den Gattungen mit 5-, 8- oder 10-zeiligem Androeceum Variabilität in diesem Punkte nur bei *Nigellastrum* bekannt ist.

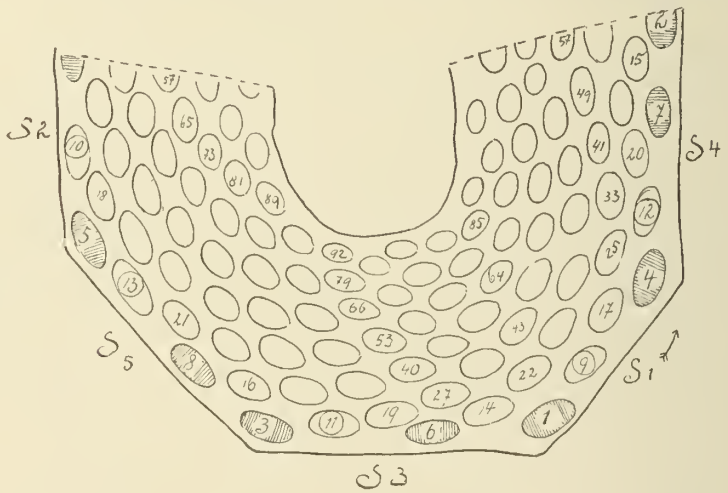


Fig. 21. Insertionsfeld des Staminalsystems in einer Blüte von *Helleborus viridis*. Beziffert sind die 21 ältesten Staminalglieder und die vom Glied *1* ausgehenden 13er, 21er und 8er Zeilen. Die Glieder *1—13* gewöhnlich als Honigblätter ausgebildet.

Man beachte auch, dass die Liste der Gattungen mit eigentümlichem Androeceum zusammenfällt mit der Liste jener, bei denen die Gliederzahl des Perianths konstant ist. Sichtlich sind wir im grossen ganzen zu immer primitiveren Sippen herabgestiegen, zugleich aber zu Blüten, in denen die Ordnung des Androeceums immer verschiedener wird von der des Perianths.

Die Staminalsysteme der Primitiven. Wir betrachten von den primitiveren Formen zunächst *Trollius, Caltha* und *Helleborus*[1]). Man ist geneigt, anzunehmen, dass bei den Ranunculaceen sehr verschiedenartige spiralige Anordnungen primär seien. Das bewahrheitet sich bei den primitiven Helleboreen nicht. Die Andröceen all dieser Blüten zeigen

1) Aehnlich wie bei ihnen liegen die Verhältnisse auch bei *Callianthemum*.

den gleichen Typus, dem freilich eine gewisse Variationsbreite zu eigen ist. Sie wird aber sofort verständlich, wenn wir beachten, dass es sich überall um sehr dichte Stellungen handelt, wo eine grosse Zahl schmaler Organe auf gegebenem Areal unter möglichster Ausnützung des Raumes untergebracht wird. Schon leichte Aenderungen im Grössenverhältnis zwischen Torusumfang und Einzelorgan müssen eine entsprechende Aenderung der räumlichen Disposition mit sich bringen. Von diesem Grössenverhältnis allein hängt es ab, wie viel Organe an der Peripherie angelegt werden, bis der Umkreis besetzt ist und der Aufbau der Zeilen beginnt.

In all diesen Andröceen füllen acht Stamina den Umkreis noch nicht, und die Lücken zwischen ihnen sind ungleich gross (Fig. 21). Nach den 5 ältesten bleiben grössere, nach den 3 späteren kleinere. In den 5 grösseren können fast ausnahmslos die nächst entstehenden 5 Staminalglieder (*9—13*) ganz oder doch nahezu an den Rand treten, so dass sich unter allen Umständen mindestens 13 Staubzeilen aufbauen. Zumeist sind aber damit die 5 grösseren Lücken noch nicht gefüllt, und in die 3 kleineren ist überhaupt noch nichts eingetreten. Das Grössenverhältnis zwischen Einzelglied und Torus entscheidet darüber, wie gross die jetzt noch bleibenden Lücken ausfallen und wie weit die nächsten 8 Staminalglieder (*14—21*) durch sie an den Rand treten können, ob es also bei den 13 Zeilen bleibt oder ob 21 zustande kommen. Bei *Trollius* und *Caltha* scheinen 21er Stellungen vorzuherrschen, während bei *Helleborus* Mittelstellungen und ausgesprochen 13-zeilige am häufigsten sind[1]).

Bei einzelnen Arten, wie *Helleborus niger*, kommen alle Zwischenstufen vor von ausgesprochen 13-zeiligen bis zu ausgesprochen 21-zeiligen Anordnungen. So weit herrscht hier grosse Variabilität; bedenkt man aber, dass sich hier 4 Gattungen innerhalb dieser Grenzen halten, so muss man sagen, dass die Andröceen auf dieser Evolutionsstufe ein sehr konstantes Gepräge haben. Nur bei *Helleborus foetidus* wird diese Variationsweite manchmal überschritten, die 8er Zeilen beginnen mit den 13er Zeilen zu konkurrieren, und es stehen nur 8 Glieder distinkt am Rande.

Da in diesen Blüten ein einfaches numerisches Verhältnis zwischen den Zahlen der Staubzeilen und Perianthblätter fehlt, so ist es nicht überraschend, dass sich für die relative Stellung beider zueinander eine ständige Gewohnheit nicht ausgebildet hat. Eine gewisse Gleichförmigkeit in der Anordnung der Staminalzellen vor den Tepalen besteht wohl insofern, als bestimmte Zeilen stets in der Nähe bestimmter Perianthlücken stehen. (Es stehen nämlich in der Nähe der Lücken, die den Tepalen 1—5 vorangehen, in eben dieser Folge die Zeilen 6 und 1, 7 und 2, 8 und 3, 4, 5.) Die

1) Man darf die Mittelstellungen nicht etwa nach einem Zwischenwert der Divergenzreihe zwischen $^5/_{13}$ und $^8/_{21}$ bezeichnen, etwa mit $^{13}/_{34}$. Von 34 Zeilen ist gar keine Rede. Das Charakteristische der Mittelstellung $^5/_{13} \sim {}^8/_{21}$ liegt darin, dass die 21 homodromen Zeilen mit den 13 antidromen Zeilen konkurrieren und man darum nicht bestimmt sagen kann, ob 21 oder 13 Zeilen vorhanden sind. Die Anfangsglieder der 8 jüngsten 21er Zeilen stehen nicht ausgesprochen am Rande, aber auch nicht ausgesprochen in zweiter Reihe.

genauere Stellung ist variabel. Nach meinen Beobachtungen ist bei *Helleborus*[1]) der häufigste Fall der, dass die Zeilen *2*—*5* ziemlich präzis vor den Perianthlücken stehen, die übrigen nicht (Diagr. V u. Fig. 21). Wie Payers Figuren (Pl. 54, Fig. 20 u. ff.) zeigen, kommt es auch vor, dass die 5 ältesten Zeilen alle mit dem Perianth alternieren. Es ist ein Grenzfall der Variation, der nur selten aufzutreten scheint. Ebenso selten scheint der andere Grenzfall zu sein, dass gar keine Staubzeile in Alternanz steht[2]).

C. Die Honigblätter.

Was nun die Honigblätter anbetrifft, so lässt sich ganz allgemein nur sagen, dass sie stets am äussersten Rande des eigentlichen Blütentorus stehen; höchst selten, dass ein einzelnes etwas weiter nach innen steht und von einem älteren teilweise gedeckt erscheint[3]). Recht häufig sind genau so viel Honigblätter wie Staubzeilen vorhanden; sie stehen am Anfang dieser Zeilen, so dass sie dieselbe Stellung einnehmen, wie die ältesten Stamina in solchen Blüten, denen Honigblätter fehlen. Prantl sagt von ihnen, dass sie „ihren Stellungsverhältnissen nach sich unmittelbar an die Staubblätter anschliessen". Das ist auf alle Fälle ein schiefer Ausdruck; die Honigblätter entstehen ja früher als die Staubblätter. — Wir werden später sehen, dass für die vorgeschrittenen Blüten diese Ausdrucksweise gerade das Gegenteil von dem sagt, was wirklich geschieht. Hier bei den primitiven Blüten von *Trollius* und *Helleborus* sagt der Ausdruck „anschliessen" viel zu wenig. Hier bilden die Honigblätter geradezu Bestandteile des Androeceums, die man von ihm nicht trennen kann, ohne seine Integrität zu zerstören. Das wird besonders in solchen Fällen klar, wo weniger Honigblätter als Staubzeilen ausgebildet sind. Die Honigblätter entstehen dann nicht in geschlossener Folge, sondern auf derselben genetischen Spirale mit Staubblättern ohne Regel untermischt[4]) (vgl. Fig. 19 V). Wir werden diesen Verhältnissen am besten gerecht, wenn wir die Honigblätter ins Androeceum einbeziehen und als Staminalglieder betrachten.

In den primitiven Blüten sind also nur drei selbständige Formationen vorhanden: das Perianth und die beiden Sexualformationen. Die Honigblätter sind nichts anderes, als die im ersten Umkreis angelegten Staminalglieder, von denen aus die Staubzeilen sich aufbauen. Sie haben hier eine neue Funktion übernommen und in diesem Sinne ihre Gestalt umgebildet. Ich möchte dabei das Verhalten von *Trollius*, wo selten oder nie die Anfangsglieder aller Zeilen in Honigblätter umgebildet sind und eine Regel, wie viel und

1) Die Verhältnisse bei *Trollius* lassen sich schwer beurteilen, die europäischen Vertreter der Gattung haben azyklische Perianthe.

2) Die dann resultierende Stellung erhält man, wenn man in Diagr. V, Zeile *1* und *4* vor S_1, Zeile *2* und *5* vor S_2, Zeile *3* vor S_3 rückt (p. 23).

3) Scheint nur bei *Helleborus* vorzukommen.

4) Von den 13 frei am Rande stehenden Staminalgliedern sind dort *1, 2 . . . 5, 6 . . . 8, 9 . . . 12* als Honigblätter ausgebildet, die dazwischen entstehenden nicht.

welche Glieder transformiert werden, nicht zu erkennen ist, für den primitiveren Fall ansehen, das Verhalten bei *Helleborus* dagegen, wo Umbildung der Anfangsglieder sämtlicher Zeilen sehr häufig geworden ist, als den schon vorgeschritteneren Zustand.

Bei *Helleborus foetidus*, dessen Androeceum die allgemeine Variationsweite insofern überschreitet, als bei ihm die homodromen 8er Zeilen oft ebenso distinkt sind wie die antidromen 13er Zeilen, werden fast stets nur die Initialglieder der 8er Zeilen als Honigblätter ausgebildet; auch diese nicht immer vollzählig, oft nur die ältesten 7, 6 oder 5. Diese 5 stehen dann in Alternanz mit dem Perianth (Payer, Pl. 54). Solche Blüten haben grösste Aehnlichkeit mit denen, die wir sofort besprechen müssen. Nur müssen wir beachten, dass es sich hier um einen ganz gelegentlich auftretenden Grenzfall der Variation handelt, der für die Gattung in keiner Weise typisch ist.

D. Alternisepale Kronen.

a) *Isopyrum* und *Aquilegia*. Man kann sich zu den eben geschilderten primitiven Blüten nicht leicht einen schrofferen Gegensatz vorstellen, als die durchwegs aus alternierenden pentameren Kreisen aufgebauten Blüten von *Aquilegia*. Diese beiden Extreme werden durch eine Pflanze vermittelt, die man gewöhnlich zu *Aquilegia* in keine nähere Beziehung bringt, die aber mit ihr in vielen Punkten allergrösste Uebereinstimmung zeigt: durch *Isopyrum* [1]).

Beide Gattungen haben ein dreizähliges Laubblatt mit nur von vorne gelappten oder geteilten, im übrigen aber ganzrandigen Segmenten; die Honigblätter beider gehören dem napfig-röhrigen Typus an. Bei einzelnen *Isopyrum*-Arten ist der Saum des Honigblattes schief abgeschnitten, und es gleicht dann, abgesehen davon, dass es nicht gespornt, sondern nur ausgesackt [2]) ist, dem von *Aquilegia* in hohem Masse (z. B. *I. grandiflorum*, Fig. 23, p. 47).

Bei beiden Gattungen ist der Zentralzylinder des Stengels gegen die primäre Rinde durch eine aus englumigem Sklerenchym bestehende Scheide abgegrenzt, an welche sich die nur in einem Umkreis stehenden Fibrovasalstränge anlegen.

Unter diesen Umständen verdient es unsere Beachtung, dass bei den meisten *Isopyrum*-Arten, vielleicht bei allen, genau wie bei *Aquilegia*, Isomerie und Alternanz der Honig- und Perianthblätter die Regel bildet [3]). Im Androeceum dagegen verhalten sich die Isopyren noch wie die Primi-

1) Sehr ähnlich wie *Isopyrum* verhält sich die vorläufig monotypische Gattung *Leptopyrum* (= *I. fumarioides*). Die von Léveillé aufgestellte Gattung *Bodiniera* ist mir leider nicht bekannt. [*B. thalictroides*, Bull. Ac. intern. géogr. bot., T. XI (1902), p. 119.]

2) *Isopyrum* zeigt überhaupt grosse Neigung, die Honigblätter auszusacken. Die kurze sackige Spornung scheint bei manchen fremden Arten viel auffallender zu sein, als wir nach den vereinzelten aufgekochten Blüten schliessen (vgl. Makinos vorzügliche Beschreibung von *I. adoxoides*: Bot. Mag. Tokio, Vol. XVI, p. 119, *Semiaquilegia adoxoides*).

3) Das gilt auch dann, wenn die Perianthe varietätsweise hexamer auftreten. Gewöhnlich herrscht, wie bei *Aquilegia*, Pentamerie. Stellvertretung der Honigblätter durch Staubblätter und Ausbildung von überzähligen Honigblättern scheint selten zu sein.

tiven: ein einfaches Zahlenverhältnis zwischen Perianthblättern und Staubzeilen fehlt, und wenn die Staubblätter in grösserer Zahl vorhanden sind[1]), lassen sich in der Regel 13 Zeilen ablesen. Die Mittelstellung, die *Isopyrum* dadurch einnimmt, erscheint um so prägnanter, da sein Honigblatt eine grosse Variationsweite besitzt und bei *I. anemonoides* dem von *Helleborus* ebenso nahekommt, wie bei *I. grandiflorum* dem von *Aquilegia* (Fig. 23). *Helleborus* ist aber die einzige primitive Helleboree, die ein ausgesprochen röhriges Honigblatt besitzt, und auch die einzige, deren Androeceum am häufigsten 13-zeilig geordnet ist. Bei ihm sahen wir auch die bei *Isopyrum* gewöhnliche Blütenform gelegentlich als Varietät auftauchen (p. 45). Bei einem Zusammentreffen so vieler Umstände dürfen wir diese 3 Gattungen wohl auf gemeinsame Anfänge zurückführen.

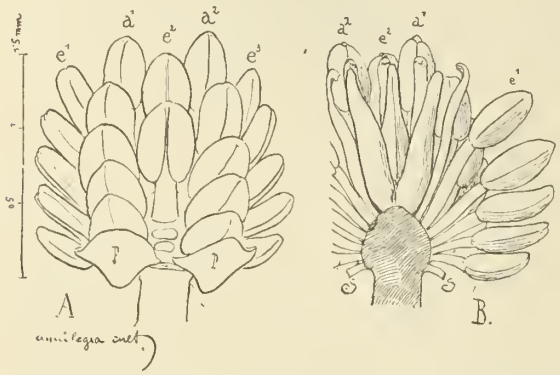


Fig. 22. Junge *Aquilegia*-Blüte; Schnitt senkrecht auf eine Symmetrale. (Alternisepalie der Carpelle ist häufiger.)

Natürlich dürfen wir weder *Aquilegia* direkt aus *Isopyrum*, noch dieses direkt aus *Helleborus* ableiten. Die bei *Aquilegia* noch regelmässig auftretende Endblüte ist bei *Isopyrum* bereits unterdrückt, und *Helleborus* zeigt nur in zwei Formen (*H. corsicus* und *viridus*) ternate Blätter[2]), während seine übrigen Arten noch vielteilige Blätter besitzen.

In den verschiedenen Blütenformen, denen wir bei *Helleborus*, *Isopyrum* und *Aquilegia* begegnet sind, lässt sich ein ganz bestimmt gerichteter Entwicklungsgang erkennen, auf welchem aber die einzelnen Gattungen sehr verschiedene Fortschrittsstufen erreicht haben. — Bei *Helleborus* ist es im allgemeinen nur zur Ausbildung ausgesprochen 13-zeiliger Andröceen gekommen, in denen meist die Anfangsglieder aller Zeilen als Honigblätter ausgebildet sind. Bei einzelnen Formen, besonders bei *H. foetidus*, kommt es zu starker Reduktion in der Zahl der Honigblätter bis auf 8, ja unter 8. Als Grenzfall der Variation entstehen dann vereinzelt Blüten, wo nur die ältesten 5 ausgebildet sind und mit den Perianthblättern alternieren. Das Androeceum bleibt dabei im Prinzip

1) Bei allen in diesem Absehnitt besprochenen Arten ausser *Aquilegia* sind im Gegensatz zu den Primitiven starke Reduktionen des Androeceums nieht selten (*Helleborus* meist über 100, *Isopyrum* manchmal nur wenig über 12). Die Art der spiraligen Anordnung ist dann schwer zu beurteilen. Wir dürfen wohl annehmen, dass diese armzähligen Andröceen sieh vor der Reduktion in dem Zustand befanden, den wir bei den noch reiehzähligen Andröeeen nah zugeordneter Arten finden.

2) Vgl. Schiffner, Monogr. Hellebororum. N. A. A. C. L. C., Bd. LVI, No. 1, Taf. I, Fig. K., und Taf. III u. IV.

13-zeilig (vgl. Diagr. IV, p. 23). Diese Ordnung wird bei *Isopyrum* zur herrschenden Regel. Damit ist eine wichtige Umformung der Blüte eingetreten: die 5 hier hereditären Honigblätter entstehen in geschlossener Folge, und die Abgrenzung zwischen ihnen und dem Androeceum ist vollzogen; sie haben sich zu einem geschlossenen Kreise begrenzt, der zum Perianth gesetzmässige Stellung hat und in seiner Selbständigkeit den Namen Krone verdient. (Das Perianth müssen wir dann natürlich als Kelch bezeichnen.) Da aber diese 5 Honigblätter nichts anderes sind, als die Initialen der 5 ältesten Staubzeilen, erscheint durch ihre beständige Anordnung auch die Stellung dieser 5 Zeilen fixiert, und so das Staubblattsystem mit der Stellung des Perianths verkettet. Diese 5 ältesten Zeilen bauen sich über den 5 Honigblättern, also vor den 5 Perianthlücken auf, die 8 folgenden rangieren sich vor den Sepalen, wie sie eben müssen: je eine vor S_1 und S_2, je zwei vor S_3, S_4 und S_5. (Diagr. IV). Das ist zum mindesten das allgemeine Verhalten. Doch lassen sich interessanterweise Einzelfälle beobachten, was das Androeceum nur 12- oder 11-zeilig ist, weil vor einem oder zweien der Sepalen, die gewöhnlich mit 2 Staubzeilen belastet sind, nur eine auftritt.

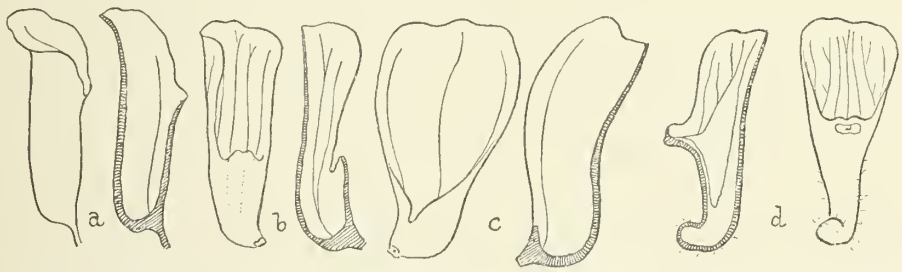


Fig. 23. (+ 20.) a—c *Isopyrum*, Honigblätter. a *I. anemonoides*, b *I. adoxoides*, c *I. grandiflorum*, d *Aquilegia (hispanica?)*, junges Spornpetal.

Vielleicht ist hier der Weg gezeigt, wie die Stufe von *Aquilegia* erreicht werden konnte, die sich (abgesehen von der strengeren Konstanz der Pentamerie) von der *Isopyrum*-Stufe wesentlich nur dadurch unterscheidet, dass vor sämtlichen Sepalen einzelne Zeilen entstehen. Da die Carpelle überall am Ende von Staubzeilen auftreten, hat mit diesem Fortschritt die dem Perianth schon bei den Primitiven eigene pentamere Ordnung, die sich bei *Isopyrum* nur auf die Honigblätter übertragen hat, durchgegriffen bis ins Innerste der Blüte. Es ist nur die letzte Konsequenz dieser Entwicklung, wenn bei *Aquilegia* die Staubzeilen sich auf ihren 2mal 5 Zeilen nicht mehr spiralig, sondern konzentrisch ordnen und schliesslich auch quirlweise simultan entstehen.

b) 1. *Anemonopsis*, *Actaea*, *Cimicifuga*; 2. *Coptis*, *Xanthorrhiza*. Diese zwei Sippen schliessen sich durch den Bau ihrer Honig- und Laubblätter *Isopyrum-Aquilegia* nahe an, unterscheiden sich aber sowohl von diesen beiden als unter sich in sehr präziser Weise.

Die nahe Verwandtschaft zu *Isopyrum-Aquilegia* zeigt sich vor allem im ternaten[1]) Bau des Laubblattes und im napfig-röhrigen Typus des Honigblattes. Die relative Selbständigkeit zeigt sich darin, dass die Blattabschnitte stets an ihrem Rande gesägt sind, und weiter darin, dass die Honigblätter nicht lang-röhrige, sondern seicht-napfige Becher darstellen[2]). Bei *Anemonopsis* sind sie allem Anschein nach stets nektarsteril, bei *Actaea-Cimicifuga* häufig, bei *Coptis* selten. Hand in Hand mit dem Nektarsterilwerden geht stets flächige Ausbildung.

Die Anatomie des Stengelquerschnittes trennt die zwei Sippen sowohl voneinander als von *Isopyrum-Aquilegia*. *Anemonopsis* und *Actaea-Cimicifuga* zeigen wohl die sklerenchymatische Zentralzylinderscheide, aber ihre Gefässbündelspuren sind in 2—3konzentrischen Kreisen geordnet. *Coptis* und *Xanthorrhiza* haben die Gefässbündel wohl in einem Umkreis stehen, aber die sklerenchymatische Scheide kommt nicht zur Durchbildung. Sie fehlt bei *Xanthorrhiza* gänzlich und ist bei *Coptis* durch eine einzige Lage auffallend grosser und weitlumiger, aber verholzter Zellen ersetzt. Dafür besitzt *Xanthorrhiza* einen kompakten Holzzylinder[3]).

Leider steht Blütenmaterial für die meisten Arten so spärlich zur Verfügung, dass sich über Konstanz oder relative Häufigkeit der Vorkommnisse nicht leicht ein sicheres Urteil gewinnen lässt. Bei dem monotypischen *Anemonopsis* ist der Blütenbau noch so primitiv wie bei *Trollius*; selbst das Perianth war in den untersuchten Blüten noch unbestimmt begrenzt. Auch einzelne *Coptis*-Formen sind noch in ziemlich primitivem Zustand; so fanden sich bei einer Form, die *C. orientalis* nahestehen dürfte[4]), 13 sterile Honigblätter in einer Anordnung etwa wie bei *Helleborus*. Bei den meisten *Coptis*-Arten aber, dann in der Gattung *Actaea* (+ *Cimicifuga*) scheint Ausbildung von mehr Honig- als Perianthblättern nur selten vorzukommen und alternierende Isomerie der beiden Organkomplexe recht häufig zu sein; doch werden die Honigblätter oft nicht vollzählig ausgebildet; die vorhandenen aber stehen in Alternanz. Abgesehen von dieser Reduktion, die vielleicht mit der Neigung zu Nektarsterilität zusammenhängt, stünden diese Blüten angenähert auf der *Isopyrum*-Stufe. In *Xanthorrhiza* endlich wird die *Aquilegia*-Stufe erreicht; seine Blüten unterscheiden sich, soweit der taktische Aufbau in Betracht kommt, von *Aquilegia*-Blüten nur durch die geringere Zahl der Staminalwirtel.

c) *Eranthis*. Von dieser mir wenig bekannten Gattung, die wohl mit Recht nahe zu *Helleborus* gezogen wird, kenne ich nur *E. hiemalis* besser. Es zeigt eine eigentümliche Modifikation der Entwicklung: die

1) Geht meines Wissens nur bei *Coptis quinquefolia* in 5-zähligen Bau über.

2) *Isopyrum adiantifolium* vermittelt den Uebergang.

3) Für *Actaca-Cimicifuga* vgl. Meyer (1885, p. 35), für die übrigen Arten ist mir Literatur nicht bekannt. Obwohl meine Arbeiten noch nicht abgeschlossen sind, glaube ich doch schon mit Bestimmtheit sagen zu können, dass die von mir angeführten Merkmale für die oben unterschiedenen Gattungssippen charakteristisch sind. — Ich bekenne aber offen, dass ich noch nicht alle Arten habe untersuchen können.

4) Herbar des Wiener Hofmuseums; Coll. Reichb. fil. No. 227 044 (dort noch als *C. brachypetala* bezeichnet).

Einpassung des Androeceums ins Perianth ist der definitiven Begrenzung der Krone vorausgeeilt.

Perianth meist 6-zählig (3 + 3); Staubzeilen 12 (6 vor den Perianthlücken, 6 vor den Perianthblättern); Carpelle 3—10 und mehr; als Honigblätter treten auch die Anfangsglieder nicht alternierender Staubzeilen auf. Alternierend hemizyklische Blüten von der Form $K_{3+3}C_{3+3}A_{n(6+6)}G_x$ bilden aber eine häufige Blütenvarietät.

Wie verschieden die Evolutionsstufen sein mögen, welche die Blüten bei den einzelnen Gattungen erreicht haben, sie erscheinen doch alle als Etappen auf demselben Entwicklungsweg, der deutlich darauf hingerichtet ist, Honigblätter und Staubblattzeilen alternierend in den vom Perianth gegebenen Rahmen einzufügen[1]). Wenn wir zugleich die Aehnlichkeiten und Unähnlichkeiten, die wir an anderen Merkmalen beobachtet haben, mitüberblicken, so werden wir uns der Ueberzeugung nicht verschliessen können, dass alle diese Gattungen aus einem gemeinsamen Bildungsherd hervorgegangen sind und von allem Anfang an die gleiche Hauptrichtung der Entwicklung eingeschlagen haben; im weiteren Verlauf strahlen ihre Wege fächerartig auseinander.

Es entstehen kleine, ich möchte sagen, elementare Gattungssippen, für die eine bestimmte Entwicklung des Laub- und Honigblattes, wahrscheinlich auch eine bestimmte Art, ihr mechanisches System auszubilden, charakteristisch ist. Speziell in der Entwicklung des taktischen Aufbaues zeigt jede dieser Elementarsippen ebensowohl rückständige als vorgeschrittene Formen.

Trotz der grossen Rückständigkeit einzelner Formen in einzelnen Merkmalen finden wir hier keine Gattung, die in der Gesamtheit ihrer Merkmale den Eindruck macht, ein angenähertes Bild vom Aussehen der gemeinsamen Vorfahren aller zu geben. Ich möchte darum die Gesamtgruppe nach der Gattung bezeichnen, deren heutiger Zustand es ermöglicht, den phylogenetischen Zusammenhang der erhaltenen Formen zu erschliessen.

Isopyroideae.

1) Cimicifuginae: a) *Anemonopsis*, *Cimicifuga*, *Actaea*. b) *Coptis*, *Xanthorrhiza*.
2) Isopyrinae: *Leptopyrum*, *Isopyrum*, *Aquilegia*.
3) Helleborinae: *Helleborus*, *Eranthis*.

E. Episepale Kronen.

Von vorgeschritteneren Helleboreengattungen bleiben uns jetzt wirklich ausser *Aconitum*, *Delphinium* und *Consolida* nur mehr die Gattungen übrig, die wir schon am Ende des III. Abschnittes zu ihnen in nähere Beziehung

1) Eine Nebenerscheinung auf diesem Entwicklungswege ist die schon oben anmerkungsweise besprochene Reduktion der Andröceen. Sie zeigt sich am schwächsten in der *Isopyrum*-Gruppe, am stärksten in der *Coptis*-Gruppe (vgl. die Endformen *Aquilegia* und *Xanthorrhiza*).

gesetzt haben: *Nigella* und *Garidella*. Wir kennen diese Gattungen schon ziemlich genau. Wir brauchen unsere Ergebnisse nur im Lichte der seither gemachten Erfahrungen zusammenzufassen.

Zunächst sei daran erinnert, dass auch hier die Honigblätter geschlossene Kreise darstellen und bei dem Gros der Arten die Zahlenverhältnisse hohe Konstanz zeigen. Zahlenvarietäten fehlen im Perianth gänzlich, kommen in der Krone nur bei 2 *Nigella*-Arten vor, im Androeceum nur bei eben diesen 2 Arten und bei *Garidella* (vgl. p. 30 u. 41). Im Gynoeceum finden sie sich bei den Nigellen relativ häufiger ($G_{1\,2-2}$), bei den Zygomorphen äusserst selten, speziell bei *Consolida* nie. Von Azyklie kann hier nicht die Rede sein.

Die Art der Gesetzmässigkeit ist aber grundverschieden von der in der vorigen Gruppe. Sie beruht wesentlich darauf, dass die als Kronblätter

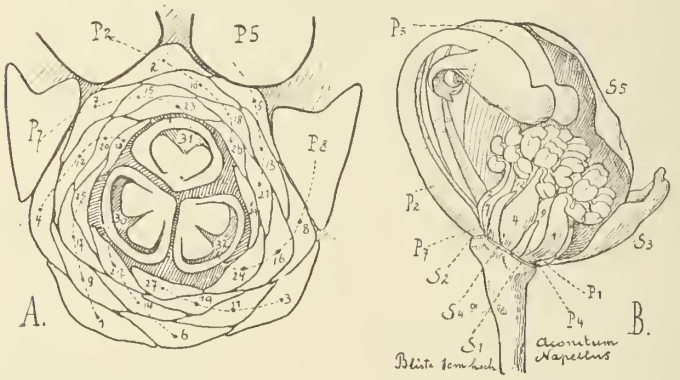


Fig. 24. **A** *Delphinium elatum*, halberwachsene Blüte; möglichst tief geführter Querschnitt durch die Sexualformationen. Filamente in dieser Höhe nicht breiter als an der Basis. Man beachte die strenge Achtzeiligkeit (P_3 hat sich beim Schneiden leicht verschoben). **B** *Aconitum Napellus*, junge Blüte (+ 5). Nur 8 Stamina randständig, das 9. schon in zweiter Linie. (Vorblatt α abgetrennt.)

hereditär gewordenen Honigblätter sich in episepaler Stellung fixiert haben, das Androeceum aber sich der Anordnung der Kronblätter mit seinen Zeilen anschliesst, also mit ihm isomer wird.

Zur Isomerie von Krone und Kelch kommt es nur bei *Garidella*, wo die 5 Petalen den 5 Kelchblättern einzeln superponiert sind und die $^2/_5$ Folge des Kelches ontogenetisch wiederholen. Diese Stellung der 5 Kronblätter weicht erheblich ab von der, welche die 5 ältesten Honigblätter in primitiven Blüten einnehmen. Vielleicht liegt darin der Grund für die relative Seltenheit dieser Blütenform.

Bei allen anderen Arten ist die Ausbildung der ältesten 8 Honigblätter hereditär geworden. Auch hier ist die Stellung der 8 Kronblätter nicht mehr die, welche die 8 ersten Honigblätter in primitiven Blüten einnehmen (vgl. Fig. 24 mit 21 und Diagr. I mit V). Es bedurfte aber nur einer leichten Abänderung dieser Stellung, um die heutige Anordnung zu bewirken, wo vor den 3 älteren Sepalen ($S_{1,\,2,\,3}$) Paare von Kronblättern, vor den 2 jüngeren einzelne superponiert sind. Da je zwei gepaarte Blätter simultan entstehen, wiederholen auch hier die Kronblätter

trotz ihrer Achtzahl ontogenetisch die $^2/_5$ Folge des Kelches. Durch die geschilderte Anordnung vor den Sepalen erscheinen Krone und Kelch, als Ganzes betrachtet, symmetrisch zur Medianachse angeordnet. Bei den Delphinienartigen ist diese mediane Symmetrie in mediane Zygomorphie übergegangen. Bei *Consolida* sind je 2 gepaarte Kronprimordien kongenital verwachsen, und es entstehen nur fünf voneinander getrennte Primordien, so dass auf ziemlich kompliziertem Wege Isomerie der Kelch- und Kronglieder zustande kommt.

Auch hier bleibt das Androeceum durch die Ordnung der äusseren Kreise nicht unbeeinflusst. Es werden nur mehr jene Staubzeilen aufgebaut, die sich unmittelbar an die Kronprimordien anschliessen, d. h. 8 oder 5. Dass auch bei dieser Sippe die Andröceen ursprünglich ähnlich wie in den Primitiven angeordnet waren, darauf deuten die oft weder ausgesprochen 8-zeiligen noch ausgesprochen 13-zeiligen Andröceen von *Nigella orientalis* und die starke Schrägheit der 8er Zeilen in manchen *Aconitum*-Blüten. Es wäre hier also eine beträchtliche Verminderung der Zeilenzahl (von 13 auf 8 und 5) eingetreten. Hand in Hand mit ihr geht meist eine starke Verbreiterung im unteren Drittel des Filaments. Teils hierdurch, teils durch den schiefen Verlauf der Zeilen wird die Dichtheit der Stellung erhalten. Der Sachverhalt darf nicht etwa so aufgefasst werden, als wäre hier wie bei den Primitiven, die Aenderung der Stellung eine Folge der Aenderung der Insertionsbreite (Prantl 1891, p. 48). Warum sind denn wirklich starke Verbreiterungen des Filaments nur hier eingetreten, wo die Krone 8-zählig geworden ist? Dass die Reduktion der Zeilenzahl auf 8 nur hier eingetreten ist, ist begreiflich. Noch wichtiger ist, dass die Reduktion der Zeilenzahl auch in Fällen eingetreten ist, wo die Verbreiterung der Filamente unterblieb: die Insertionen der Stamina mancher *Nigella*-Arten lassen zwischen ihren Zeilen ziemlich breite Gassen. Eben diese Andröceen zeigen noch eine andere Eigentümlichkeit: die im gleichen Umkreis stehenden Stamina sind so ähnlich hoch inseriert, dass man ganz wohl von succedanen Wirteln sprechen könnte. Hier treten unter veränderten Umständen ähnliche Verhältnisse ein, wie bei *Aquilegia*.

Hier herrscht eine andere Form der Gesetzmässigkeit, wie bei den Cimicifugeen und Isopyreen, aber die Art, wie diese Gesetzmässigkeit sich allmählich weiter entwickelt, ist dieselbe; auch hier gewinnen die Sexualformationen zunächst durch ihre Randzone gesetzliche Stellung zu der im Perianth realisierten räumlichen Anordnung und ordnen schliesslich ihren ganzen Aufbau in diesem Sinne. Es entstehen auf diesem Wege zwei voneinander gut unterscheidbare Gruppen: 1) die Nigellen (fiedriger Blattbau, plastisch regelmässige Kronen, Nektarien mit Verschlussklappen, synkarpe Gynöceen); 2) Delphinien (palmater Blattbau, zygomorphe Kronen, gespornte Honigblätter, apokarpe, aber stärker reduzierte Gynöceen). (Ueber den Blattbau vgl. p. 60.)

Da aber diese beiden Sippen bei der Fortbildung ihres Blütenbaues mit dem gleichen Schritte einsetzen, auch beide im Gegensatz zu den

übrigen Helleboreen zur Ausbildung ausgesprochen taschenförmiger Nektarien schreiten, so werden wir ihre Anfänge wohl in einen für beide gemeinsamen Vorfahrenkreis zurückverlegen müssen (vgl. p. 18).

Das Honigblatt von *Trollius* erscheint vom rein organophyletischen Standpunkte als Vorstufe des flächigen Honigblattes mit basaler Nektartasche. Der palmate Typus des Laubblattes dieser Gattung ist uns bei keiner der früher betrachteten Gattungen begegnet. Bei den Delphinien finden wir ihn unverändert wieder. *Trollius* muss den Anfängen der Delphinien ganz nahestehen. Indirekt gerät es dadurch auch in die Nähe der Vorfahren von *Nigella* (vgl. p. 11 u. 19).

Caltha entwickelt keine Honigblätter. Hier fehlt uns ein wichtiges Kriterium. Sein Laubblatt steht aber in Ausbildung und Entwicklungsgang von Spreite und Scheide (Goffart 1901) dem von *Trollius* so nahe, dem der anderen primitiven Helleboreen so fern, dass wir *Caltha* unbedenklich in die Nähe von *Trollius* rücken dürfen.

Vorsichtiger müssen wir bei *Calliantheum* sein. Honigblatt und Laubblattscheide mahnen stark an *Trollius*. Es zeigen sich aber bei ihm (nicht bloss in der Reduktion der Samenzahl) Entwicklungsrichtungen, die wir meist nur bei Gattungen finden, die wir als Anemoneen zu bezeichnen gewohnt sind. Die hier aufsteigenden Fragen dürfen wir heute nicht anrühren.

Wir hätten also bei den hier besprochenen Gattungen ausser den zwei gut differenzierten, vorgeschrittenen Triben eine Vorläufergruppe *(Trollius, Caltha)*, die den Delphinien noch näher stehen dürfte, als den Nigellen. Da es hier eine Gattung gibt, die in keinem Merkmal hochspezialisiert ist, also annähernd ein Bild geben dürfte von dem Zustand der gemeinsamen Vorfahren der anderen, möchte ich die Gesamtgruppe nach dieser benennen.

Trollioideae.

1) Trolliinae: *Trollius, Caltha . . ., Calliantheum.*
2) Nigellinae: *Nigella, Garidella.*
3) Delphiniinae: *Aconitum, Delphinium, Consolida.*

Man darf in diesen kleinen Zusammenstellungen, die ich am Ende der beiden letzten Kapitel gebe, nicht etwa die beiden Hälften eines Systems erblicken. Es handelt sich vorerst nur darum, die Entwicklungswege zu begreifen und die elementaren Gattungssippen aufzustellen. Diese wurden dann in zwei grosse Gruppen gebracht, deren Glieder gemeinsame Entwicklungsrichtung erkennen lassen. Hier werden bestenfalls die erst roh zugehauenen Bausteine geliefert und nach einem Grundgedanken vorgeordnet, der nach meinem bescheidenen Ermessen zu einem erfolgreichen Ausbau des Systems führen dürfte. Mehr zu tun, erlaubt nicht der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse.

Abschluss.

Wenn wir alle Erfahrungen und Beobachtungen, die wir gemacht haben, überblicken, so müssen wir sagen: Soweit Helleboreen in Betracht kommen, bestätigt sich die von Eichler begründete Auffassung der spiraligen Blüte nicht. Gerade die primitivsten Formen stellen alles eher vor als einheitliche Gebilde. Freilich spiralig sind alle Organe bei ihnen angeordnet; das allein ist eben nicht allzuviel. Spiralige Anordnungen können sehr verschiedenartig sein und sehr verschiedene Herkunft haben. Man vergleiche nur darauf hin die Anordnungen auf Laubblattstengeln mit denen in verdichteten Infloreszenzen. In den primitivsten Helleboreenblüten finden wir einerseits im Perianth, andererseits bei den Sexualformationen spiralige Stellungen, die nicht verschiedener sein könnten, als sie sind. Ich möchte die Anordnung im Perianth vergleichen mit der von Laubblättern, die sich rosettig häufen; die bei den Sexualorganen aber mit den Stellungen, die wir in stark verdichteten Infloreszenzen beobachten. Schon das deutet darauf hin, dass diese beiden Arten der Anordnung auf sehr verschiedenen Wegen zustande gekommen sind. Wie wir wissen, sprechen auch Gründe anderer Natur dafür, dass die Ranunculaceenblüte aus dem Zusammenschluss zweier heterogener Komponenten hervorgegangen ist.

Auch die Vorstellung von der grossen Unbeständigkeit der Zahlenverhältnisse und Strukturen hat sich nicht einmal an den primitivsten Blüten bewährt: sie zeigen alle in ihren spiraligen Teilen einen sehr gleichmässigen Aufbau, dessen Variationsbreite wir vollkommen verstehen können.

Das alles gilt zunächst freilich nur für die Helleboreen, doch scheinen bei den Anemoneen die Verhältnisse nicht viel anders zu liegen. Leider kenne ich die zum Teil so grossen Genera dieser Unterfamilie in ihrem Innern nicht so genau, dass ich mir ein allgemeines Urteil erlauben dürfte [1]).

1) Was ich von den Andröceen der mich zunächst interessierenden Adoniden und Ranunkeln selber angesehen habe, erwies sich bei der ersten Gattung 21-zeilig, bei der zweiten 13-zeilig (für *Ranunculus* vgl. auch Hofmeister 1868, Fig. 130 und 156, p. 493 und 534). In der Gattung *Anemone* ist das Vorkommen 13-zeiliger Andröceen durch Brauns Zeichnung von *A. ranunculoïdes* nachgewiesen (Ordnung der Schuppen etc., N. A. A. C. L., XV, Taf. XXXI, Fig. 7). Ueber das abweichende Verhalten von *§ Pulsatilla* und *§ Hepatica* vgl. Hofmeister 1868, p. 446, und Braun, Individuum der Pfl., 1853, p. 94. (Beide Mitteilungen leider ohne Zeichnung.)

Auch die Ansicht, dass die noch „rein spiralig gebauten Blüten im taktischen Aufbau noch durchwegs ursprüngliche Verhältnisse zeigten, dass insbesondere „bei *Helleborus*, abgesehen von der aktinomorphen Ausbildung der Blüte und der grösseren Variabilität in der Zahl der Kronblätter, im wesentlichen alles wie bei *Aconitum* und *Delphinium*" läge [1]), hat sich nicht bestätigt. Ganz abgesehen davon, dass in den zygomorphen Blüten Variabilität in der Zahl der Kronblätter überhaupt nicht, oder doch nur in einem ganz anderen Sinn besteht als bei *Helleborus*, haben sich die zygomorph gewordenen Blüten auch in ihrem taktischen Aufbau von der primitiven Anordnung in ihrer Art ebenso weit entfernt, wie die von *Aquilegia*.

Der Entwicklungsgang aber, der von dem primitiven Typus, wo die Honigblätter noch zum Androeceum gehören, einerseits zu den zygomorphen Sippen, andererseits zu *Aquilegia* geführt hat, war ein gesetzmässiger, und seine Spuren lassen sich an heute noch erhaltenen Arten und Varietäten verfolgen. Das Wesentliche an diesem Entwicklungsweg scheint mir zu sein, *dass die beiden Komponenten der Blüte, das Perianth und der Komplex der Sexualorgane, die sich am Anfang der Entwicklung noch fremd gegenüberstehen, und in der räumlichen Disposition ihrer Glieder so ungleichartig sich verhalten, allmählich zu so übereinstimmender Anordnung gelangten, dass die vorgeschrittensten Blüten nach einem streng einheitlichen Gesetz aufgebaut sind* [2]). Vielleicht das Höchste hat hierin *Consolida* geleistet, das auf einem weiten und komplizierten Umweg zu einer Einheitlichkeit des Aufbaues gelangte, die auf den ersten Blick den Eindruck primitivster Einfachheit wachruft.

Bei der allmählichen Formumbildung fiel dem Perianth die führende Rolle zu. Es war dazu berufen einerseits dadurch, dass es zuerst von allen Formationen zu zyklischer Begrenzung und damit zu definitiver Ordnung gelangte, andererseits dadurch, dass es, den Rand der Blüte einnehmend, auf dem jugendlichen Blütentorus zuerst erscheint und so den Rahmen herstellt für die Anordnung der nach ihm entstehenden Organe.

Es war ein wichtiger Schritt in der Formumbildung, als die Honigblätter aus dem Verband des Androeceums ausschieden und sich zu einem kronenartigen Kreis begrenzten. Die Art, wie dies geschah, war entscheidend für die weitere Entwicklung. Im Kreise der Gattungen, wo die Krone sich alternierend dem Kelch einfügte, entstanden zuletzt Blüten von nahezu euzyklischem Bau, die den Charakter der Familie fast verleugnen; aus dem Kreis jener aber, bei denen episepale Stellung der Kronblätter hereditär wurde, gingen vielfach median-symmetrische und schliesslich auch medianzygomorphe Blüten hervor.

Da die Gattungen, wenn man sie nach dieser Vorstellung ihres Entwicklungsganges gruppiert, gruppenweise auch Uebereinstimmung im Bau des Honig- und Laubblattes zeigen, so dürfen wir die so entstehenden

1) Eichler (1878), p. 170.
2) Vgl. Tabelle I.

Gruppen wohl für phylogenetische halten. Es erscheint meines Erachtens auch zulässig, jene Gattungen, bei denen sich der entscheidende Schritt der Kronausbildung noch nicht vollzogen hat, je nach dem Bau ihres Honig- oder Laubblattes der einen oder der anderen dieser phylogenetischen Gruppen zuzuweisen. Ein angenähertes Bild der verwandtschaftlichen Beziehungen, wie sie sich in dieser Anschauungsweise darstellen, gibt die beigefügte Skizze. (Tabelle II.)

Ein fertiges System der Helleboreen kann und soll diese Skizze nicht sein; ein solches auszuarbeiten, lag mir ganz fern. Mein Ziel war, die Grundlinien der Entwicklung aufzusuchen. Sollte es mir geglückt sein, diese in ihrem Hauptverlauf richtig zu ziehen, dann wären damit freilich auch die Grundlinien des Systems gegeben. Die Skizze soll in erster Linie eine Uebersicht geben, wie die einzelnen Merkmale sich allmählich ausbildeten und die verschiedenen Merkmalsgruppen, welche für die vorgeschrittensten Formen charakteristisch sind, zustande kamen; sie soll aber auch zeigen, wie für die grossen Hauptgruppen, soweit der taktische Aufbau der Blüte in Betracht kommt, nicht ein bestimmter fertiger Zustand, sondern eine bestimmte Entwicklungsrichtung kennzeichnend ist. Das gilt vielfach auch für die niedereren Sippen. *Die Grenzlinien, an welchen die Entwicklung zu einer Art von Ruhe, die Merkmale also in ihrem „heutigen" Zustand zu Konstanz gelangt sind, fällt nicht überall zusammen mit der Grenzscheide zwischen Gattungen.* (Tabelle I u. III.)

Bis zu einem gewissen Grade gilt das Gesagte für alle Merkmale; ein prägnantes Beispiel bietet die Gattung *Nigella*, wo *N. integrifolia* in der Durchbildung des Laub- und Honigblattes, *Nigella orientalis* im taktischen Aufbau der Blüte und manche Formen in der Synkarpie des Gynoeceums die für die Gattung kennzeichnende Stufe der Ausbildung nicht erreichen. Es darf darum der rein abgrenzenden Gattungssystematik kein Vorwurf gemacht werden, dass sie gerade die Merkmale, die sich als phylogenetisch bedeutsam herausstellen, vielfach beiseite schob und die Genera durch andere Merkmale diagnostizierte. Für die Zwecke der Unterscheidung ist jedes Merkmal gut, das wohl ausgeprägt und konstant ist, und es verschlägt nichts, wenn man von Gattung zu Gattung schreitend, bald dieses, bald jenes Merkmal betont. Wenn man aber aus diesen für einen ganz einseitigen Zweck ausgewählten Merkmalen auf die phylogenetischen Beziehungen der Formen schliesst, dann muss es den Anschein gewinnen, als seien die Ranunculaceen wirklich eine famille par enchaînement, bei denen klare Entwicklungswege nicht zutage treten.

Dass mein bescheidener Versuch, diese Entwicklungswege aufzuhellen, die reiche Fülle der Tatsachen lange nicht erschöpft, darüber bin ich mir klar. Namentlich im alternisepalen Flügel der Helleboreen bedarf die Führung der fächerartig auseinander strahlenden Bahnen im einzelnen gewiss noch mancher Korrektur. Es kann dort auch zur Aufspaltung von Gattungen kommen, vielleicht auch zur Zusammenziehung solcher. Viel erwarte ich hier von dem eingehenden Studium der Stengelanatomie.

Weniger dürfte sich bei den episepalen Formen ändern, wo die Untersippen sich scharf differenziert haben. *Garidella* möchte ich dort jedenfalls selbständig lassen. Die Gründe, welche Payer und Baillon zur Zusammenziehung mit *Nigella* veranlassten, sind ohnedies längst obsolet.

Ziemlich offen steht noch die wichtige Frage, ob die Helleboreen wirklich in dem Masse diphyletisch sind, wie sie in dieser Skizze aussehen. Die Möglichkeit, dass auch die Honigblätter mit flächiger Spreite und grubig-taschigem Nektar organophyletisch auf den napfigen Typus zurückgehen, muss zugegeben werden. Für allzu wahrscheinlich halte ich es allerdings nicht.

Ein notwendiger Zusammenhang zwischen der Ausbildung des Honigblattes und der Art der Krondetermination besteht natürlich nicht. *Ranunculus* beweist, dass auch in Blüten mit taschigen Nektarien alternisepale Kronen entstehen könneu.

Im engsten Zusammenhang mit den eben gestreiften Fragen steht die kaum minder wichtige, inwieweit die Helleboreen ein gegen aussen streng abgeschlossenes Ganzes bilden. Solche Entwicklungslinien, wie sie Delpino zwischen Helleboreen und Anemoneen fast im Zickzack hin und her gezogen, gibt es gewiss nicht; aber so scharf abgegrenzt gegeneinander, wie sie anderweitig gewöhnlich dargestellt werden, sind die zwei Formengruppen wohl auch nicht. Solange die Anemoneen nicht systematisch aufgeklärt sind, darf auch kein System der Helleboreen als endgültig betrachtet werden. Die Anemoneen aber, mit ihrer allem Anschein nach abgeleiteteren Art der Placentation und ihrem so auffällig rückständigen Blütenbau, mit ihren zum Teil so merkwürdigen Gattungen geben uns noch viele Rätsel auf.

Wie sehr es uns befriedigen mag, am Schlusse unserer Arbeit zu erkennen, dass auch im Aufbau der spiraligen Ranunculacceenblüte trotz der unbestimmten Begrenztheit einzelner Organkomplexe klare Gesetzmässigkeit herrscht, und dass in den erhaltenen Formen die Spuren eines stet und gesetzmässig fortschreitenden Entwicklungsganges sich nachweisen lassen, die geeignet sind, Licht zu werfen auf die Stammesgeschichte dieses vielgestaltigen Formenkreises: so sehr muss gerade dieser abschliessende Ueberblick uns mahnen, wie wenig erst getan ist, und wie viel zu tun noch übrig bleibt.

Tabelle I.

Blütenformen der Helleboreen.

Primitive: Drei Organkomplexe: *Bh, A, G.* — *A* und *G* in 21-zeiliger Stellung; *Bh* in lax eingehaltener $^2/_5$ Stellung. — Anfangsglieder der *A*-Zeilen meist als *Hgb* ausgebildet, ohne feste Regel, welche und wie viele. Alle Komplexe unbestimmt begrenzt (1) oder *Bh* bestimmt begrenzt (2—4) und dann oft Zeilenstellung des *A* vereinfacht (3, 4).

P 1)	Bh_{15-5} . . .	A_{21z}	*G*	*Trollius* (Arten), *Caltha, Anemonopsis* (21z?).
	2) Bh_5	A_{21z}	*G*	*Trollius* (Arten), *Callianthemum, Helleborus* (Formen).
	3) Bh_5	A_{13z}	*G*	*Helleborus* (typ.), *Coptis* (Formen oder Arten?).
	4) Bh_5	A_{8z}	*G*	*Helleborus* (Form, häufig bei *H. foetidus*).

Vorgeschrittene. Die *Hgb*-Bildung begrenzt sich auf eine bestimmte Zahl der *A*-Glieder. Zugleich wird für eben diese *A*-Glieder eine bestimmte relative Stellung zu der hier stets zyklisch begrenzten *Bh* hereditär. Wenn zugleich auch vollzählige Ausbildung der *Hgb* hereditär wird, ist ihre Abgrenzung gegen das *A* und ihre Determination als episepaler oder alternisepaler Corollkreis vollzogen (*Bh* = *K*; *Hgb* = *C*). [Wo vollzählige Ausbildung nicht hereditär wird, treten vollkommene Corollformen als ± häufige Grenzfälle der Variation auf.]

E 1)	K_5	C_{8-5}	$A \pm 13z$	$G_{(12-6)}$	*[§ Nigellastrum].*
A 1)	K_5	C_5	$A \pm 13z$	G_{10-1}	*Leptopyrum, Isopyrum* (K_6 C_6-Varietäten).
	2) K_5	C_{5-1}	$A \pm 13z$	G_{10-1}	*[Coptis]* (K_6 C_6-Varietäten).
	3) K_4	C_{4-1}	*A* ?	G_{6-1}	*[Actaea, Cimicifuga]* (K_5 C_5-Varietäten).

Im weiteren Fortschritt ordnet das *A* seine Zeilenstellung im Sinne der in *K* und *C* realisierten Anordnung um. Bei superponierter *C* superponiert sich jedem *C*-Blatt eine *A*-Zeile; bei alternierender C alternieren zwei mit *K* und *C* isomere Scharen von *A*-Zeilen, die ältere mit der *C*, die jüngere mit dem *K*. — Die Blüten sind bis an das *G* heran nach einem einheitlichen Gesetz aufgebaut. Zwischen *K, C, A* wird entweder echte Isomerie erreicht oder die zwischen *K* und *C* bestehende Anisomerie wird durch simultanes Entstehen oder Verwachsen der vor bestimmten Sepalen gepaarten *C*-Blätter an Isomerie angenähert.

E 2)	K_5	C_5	A_{5z}	$G_{(3)-(2)}$	*Garidella* (*A* oft noch 8-zeilig).
	3) K_5	C_8	A_{8z}	$G_{(10)-(5)}$	*§ Eunigella*
	4) ·|· K_5	C_8	A_{8z}	G_3 od. 5	*Aconitum*
					Delphinium
	5) ·|· K_5	C_5	A_{5z}	G_1	*Consolida,* C_5 aus C_8: (1, 4) 7 (2, 5) 8 (3, 6)
A 4)	⊕ K_{3+3}	C_{3+3}	A_{6z}	A_{6z} G_x	*Eranthis hiemalis* (oft noch überzählige *C*-Blätter).
	5) ⊕ K_5	C_5	A_{5z}	A_{5z} G_{5+} . .	*Aquilegia* (z = 3—5).
	6) ⊕ K_5	C_5	A_5	A_5 G_{5+} . .	oder K_5 C_5 A_5 G_{5+} . . . *Xanthorrhiza.*

K und *C* median symmetrisch:

K:	1	4	2	5	3
C:	1, 4	7	2, 5	8	3, 6

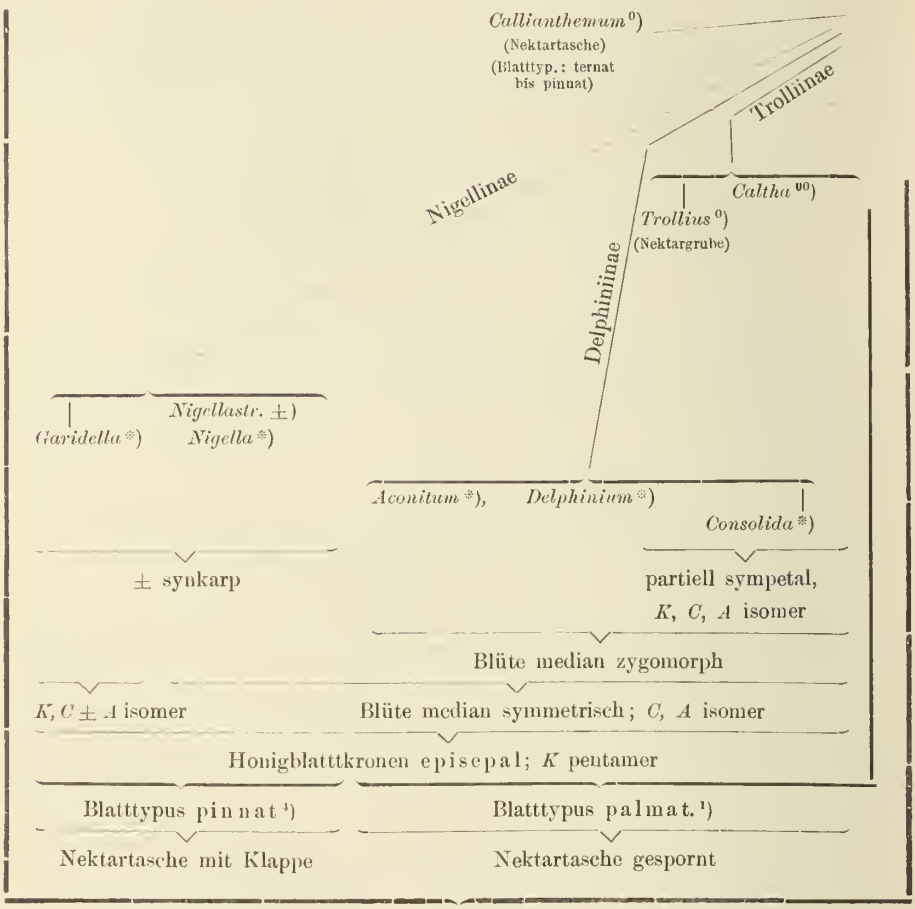
Bh = Perianth, *A* = Androeceum, *G* = Gynoeceum, *Hgb* = Honigblätter, *K* = Kelch, *C* = Corolle.

P primitive Blüten, **E** Blüten mit episepaler Corolle, **A** Blüten mit alternierender Corolle.

Bh . . . *A* kein Anschluss, *Bh* ' *A* spiraliger Anschluss, *K* | *C* Superposition, *K C* Alternation.

Tabelle

Die verwandtschaftlichen Beziehungen



Spreite des Honigblattes flach mit basaler Nektargrube oder -tasche

Trollioideae.

Anmerkungen zum Blütenbau (vgl. Tabelle I).

⁰⁰) Honigblätter fehlend; Perianth stets azyklisch.

⁰) Honigblätter nicht als Krone determiniert, bei *Tr. palmatus* fehlend, bei *Anemonopsis* nektarsteril; Perianth nur bei *Helleborus* stets zyklisch).

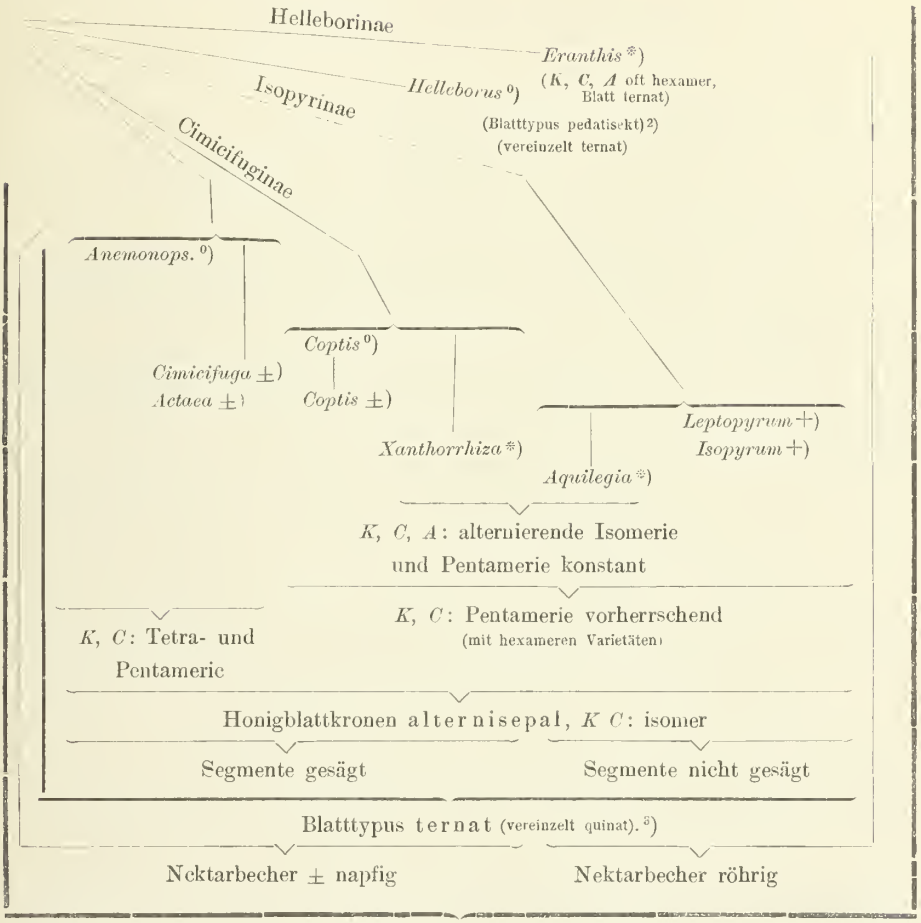
±) Honigblattkronen oft nicht vollzählig ausgebildet, bei *Actaea* stets, bei *Cimicifuga* oft, bei *Coptis* selten nektarsteril.

+) Honigblätter bei *I.* § *Enemion* fehlend.

*) Vorgeschrittenste Blütenformen (Tabelle I, 3. Gruppe).

II.

der Helleborcengattungen.



Spreite des Honigblattes zu einem Nektarbecher vertieft; nur bei Nektarsterilität flach.

Isopyroideae.

Anmerkungen zum Blattbau 1) 2) 3) 4).

Um den durch Einzeltatsachen ohnedies stark belasteten Beweisaufbau nicht noch weiter zu komplizieren, habe ich im Haupttext (und konsequenterweise auch hier) die rein deskriptiven Ausdrücke palmat, pedatisekt, ternat und pinnat verwendet. Sie bezeichnen aber die hier herrschenden Formverhältnisse nur sehr ungenau. Darum gebe ich in Tabelle III eine etwas strengere Darstellung, die in ihrer Gedrängtheit die Fülle der Tatsachen freilich nicht erschöpfen kann, an dieser Stelle aber ausreichen dürfte. Ich behalte mir vor, diesen Gegenstand ein anderes Mal eingehender zu erörtern.

Tabelle III.

Die Laubblattformen der Helleboreen.

(Die Ziffern 1—4 korrespondieren mit den Anmerkungsverweisen in Tabelle II.)

1) Das Eigentümliche des palmaten Helleboreenblattes, von dem meines Erachtens alle anderen Formen abgeleitet werden müssen, liegt:

a) in der basipetalen Polakronie des Primordiums (frühzeitige Lokalisierung des Wachstums auf einen apikalen Vegetationspunkt und 2—3 in basipetaler Folge auftretende Paare lateraler Vegetationspunkte);

b) in dem angenähert gleichmässigen Wachstum der aus diesen 5—7 Vegetationspunkten hervorgehenden Segmente. (Grösse und Selbständigkeitsgrad der Segmente nehmen der Altersfolge entsprechend von der Mediane nach aussen allmählich ab.)

Bei *Caltha* ist die Lokalisierung des Wachstums auf bestimmte Punkte nur vorübergehend. Abgesehen von den Erstlingsblättern lassen sich am Umfang des fertigen Blattes Stellen geförderten Wachstums kaum erkennen. Bei *Trollius* und den *Delphiniinen* vollziehen sich Formweiterbildungen durch:

α) lang andauernde Tätigkeit der Vegetationspunkte 1. Ord. (tiefere Spreitenteilung, wobei aber die Segmente selten zu voller Selbständigkeit und höchstens die 3 innersten zu Stielung gelangen);

β) Ausbildung akropetal angelegter Vegetationspunkte 2. Ord. (Lappung bis Teilung der Segmente 1. Ord., seltener Auflösung der Spreite in lineare Lacinien);

γ) starke Förderung der älteren Segmente 1. Ord. und engerer Anschluss der zuletzt angelegten Vegetationspunkte 1. Ord. an die nächst älteren Segmente (Uebergang von hepta- zu pentakronen und von diesen zu fast triakronen Formen, wie die „ternaten" Blätter von *Delphinium anthriscifolium* etc.).

2) Das „pedatisekte" Blatt (*Helleborus*) weicht vom vorigen Typus nur durch die höhere Selbständigkeit der Segmente ab; die scheinbar so charakteristische Art der Zusammenfassung der Nerven in Rippen findet sich schon bei den *Delphiniinen*. Bei einzelnen Arten treten auch hier „ternate" Blätter auf.

3) Bei *Cimicifuginen* und *Isopyrinen* (und wohl auch bei *Eranthis*) sind durch die Formfortbildungen α) und γ) durchweg echt ternate Blätter entstanden: triakrone Primordien und stets vollkommen selbständige Segmente, die oft die Verzweigungsart des Hauptblattes wiederholen. Solche biternate Blätter können durch Förderung der Rhachiden am Mittelsegment 1. Ord. und leichte Hemmung der Seitensegmente 1. Ord. das Aussehen pinnater Blätter gewinnen. (Eine ähnliche Stufe erreicht auch *Callianthemum*.)

4) Vollständige Unterdrückung der lateralen Vegetationspunkte 1. Ord. und Förderung des Mittelsegments und seiner akropetalen Vegetationspunkte 2. Ord. führen zu den pinnaten Blättern der *Nigellinen*.

Anmerkung: Für die europäischen Gattungen vgl. die vielen wertvollen Daten und Figuren bei Goffart und Stereks (siehe Literatur).

Literatur

(im Text nach Autor und Jahreszahl zitiert).

Payer (1854), Traité d'Organogénie comparée de la fleur, Paris 1857 (die zitierten Kapitel schon 1854 erschienen), p. 246—268, Pl. LIV—LVIII.

Braun, Alex. (1858), Ueber den Blütenbau der Gattung *Delphinium*. (1856 als Vortr. d. Naturforsch.-Vers. Wien.) Pringsh. Jb. I, 1858, p. 307—370, T. XXII u. XXIII.

Baillon (1863), Mémoire sur la famille des Rénonculacées. Adansonia IV, p. 1—57.

— (1868), Histoire des Plantes I, p. 1—88.

Hofmeister (1868), Allgemeine Morphologie der Gewächse. (Sachs' Handbuch I, 2.)

Eichler (1878), Blütendiagramme, p. 154—176.

Goebel (1886), Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Pringsh. Jb. XVII, p. 207—295.

Drude (1887), Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen. (Schenks Handbuch III, 2.)

Prantl (1887), Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Engl. Jb. IX, p. 225—273.

— (1891), Ranunculaceae. Nat. Pflanz.-Fam. III, 2, p. 41—66.

Delpino (1899), Rapporti tra la evoluzione e la distribuzione geografica delle Ranuncolacee. (Memorie della R. Accad. d. Sc. dell' Ist. di Bologna, Ser. 5, T. VIII, p. 17—66.

Goebel (1898 u. 1900), Organographie der Pflanzen.

Meyer, A. (1885), Beiträge zur anatomischen Charakteristik der Ranunculaceae. (Wigand, Bot. Hefte I, p. 3—50.) [Stengelanatomie der europäischen Gattungen.] 1 Tafel.

Sterckx (1900), Rech. anatomiques sur l'embryon et les plantules dans la famille des Rénonculacées. (Arch. de l'I. botanique de l'Université de Liège II, 24 pl.

Goffart (1901), Rech. sur l'anatomie des feuilles des Rénonculacées. (Ibid. III, 14 pl.)

Register der Gattungen und Arten.

NB. Bei den Gattungen sind die vorkommenden Blütenformen durch der Tabelle I entnommene Symbole gekennzeichnet. — Meines Erachtens obsolete Gattungen sind eingeklammert, * deutet auf Abbildungen, ( ) auf Anmerkungen. Ausgewiesen sind nur solche Stellen, welche wirklich Beiträge zur Kenntnis der zitierten Pflanzenform liefern.

Aconitum L. [E 4] 6, 16, 17, 22, 28, 36, 50*—52.
A. Napellus L. 50*. A. rostratum Bernh. 16*.
Actaea L. (s. str.) = (§ Euactaea Prantl) [A 3] (19), 36, 39, 47—49.
Adonis L. . . . . 36, (53).
Anemone L. 35, (53).
— § Pulsatilla Tourn. (35), (53).
A. hepatica (53). *A. patens* L. (35). *A. pratensis* L. (35). *A. pulsatilla* L. (35). *A. vernalis* L. (35).
Anemonopsis Sieb. et Zucc. [P 1] (39), 47—49.
Aquilegia L. [A 5] 16*, 18, 39, 41, 45, 46*, 47*.
Bodiniera Leveill. (45) (non vidi).
(Calathodes Hook. et Thoms) = *Trollius palmatus*.
Callianthemum C. A. Mey (P 2] 12, 19, 39, (42), 52.
Caltha L. [P 1] . . . . . 39, 40, 42, 43, 52.
Cimicifuga L. [A 3] . . . . . (19), 36, 47—49.
Consolida = (Delphinium L. § Consolida D. C.) — [E 5] . . . . 7—10, 16—17, 22—27, 29, 41, 49—52.
C. Aconiti L. 10*. *C. Ajacis* 7, 16*, 17*, 23*—25*, 27. — *C. anthoroidea* Boiss. 10*, 16*, 17*. *C. armeniaca* Stapf. 9*. *C. arvensis* = (*Delph. Consolida* L.) 7, (25), 27. *C. axilliflora* D. C. 8*, 17*. *C. barbata* Bunge 16*. *C. divaricata* Ledeb. (25). *C. hispanica* Willk. 8*. *C. Oliveriana* D. C. 27. *C. orientalis* Gay 8*, 27. *C. Persica* Boiss. 17*. *C. pusilla* Labill. 9*. *C. Raveyi* Boiss. 7, 8*, 9. *C. tomentosa* 9*, 10, 17*. *C. trigonelloides* Boiss. 9*, 10. *C. Thirkeana* Boiss. 10*. (Alle zitierten Species von den zitierten Autoren im Genus Delphinium eingereiht.)
Coptis Salisb. [P 3, A 2] (19), 39, 47—49.
C. quinquefolia Miq. (48). *C. orientalis* Maxim. (48).
Delphinium L. (exkl. § Consolida D. C.) — [E 4] 1—6, 11—16, 19—22, 49—52.
D. § Staphisagria D. C. . . . 3, 5*, (6), 13, 16, 29.
D. § Delphinastrum D. C. . . . 5*, (6), (13).
D. § Delphinellum D. C. . . . 5*, (6), 7, 10.
(D. § Staphisagria Prantl) = § Staphisagria + § Delphinastrum (6), (31).
D. anthriscifolium Hance 4* (13). *D. Cheilanthum* Fisch 14*, 15*. *D. elatum* L. (s. l.) 3, 11*, 12*, 15*, 16*, 20, 23*, 50*. *D. hybridum* Willd. 16*. *D. incanum* Royle 15*. *D. grandiflorum* L. 20. *D. montanum* D. C. 14*. *D. pentagynum* L. (21). *D. peregrinum* L. 5*. *D. Requienii* D. C. 14*. *D. saniculifolium* Boiss. 14*. *D. uncinnatum* Hook. et Thoms. 5*.

(Enemion Rafin.) = *Isopyrum biternatum* etc. [A 1, Hgb_0].

Eranthis Salisbury [A 4] (19), 39, 48.

Garidella L. — [E 2] (19), 30, 39, 41, 42, 56.
G. unguicularis Spenn (7), (19).

(Hegemone Bunge) = *Tr. lilacinus* [P 1].

Helleborus L. (exkl. Eranthis Salisb. u. Coptis Salisb.) [P 2—4] 11, 23*, 39, 42*—49.
H. corsicus Willk. 46. *H. foetidus* L. 33, 43, 45, 46. *H. lividus* Ait. 46. *H. niger* L. 23*, 43. *H. viridis* L. 22, 42*.

Isopyrum L. (exkl. Leptopyrum Reichb. [A 1] (vgl. auch Enemion) .... (19), 23*, 39, 45—49.
I. adoxoides D. C. (45), 47*. *I. adiantifolium* Hook. et Thoms. (48). *I. anemonoides* Kar. et Kir. 46, 47*. *I. biternatum* Torr. et Gray 58. (*I. fumarioides*) = *Leptopyrum f.* — *I. grandiflorum* Fisch. et Mey 45—47*.

Leptopyrum Reichb. [A 1] 39, (45).

Nigella L. (s. str.) [E 1 od. 3] 18, 29—30, 39, 50—52, 55, 56.

— § Eunigella Prantl [E 3].

— § Nigellastrum D. C. [E 1] vide *N. orientalis*.
N. damascena L. (27). *N. integrifolia* Reg. 16*, 18, 55. — *N. orientalis* L. = (*Nigellastr. orientale* Moench) (30), 42, 51, 55.

Ranunculus L. 17, (53).

(Semiaquilegia Makino) = *Isopyrum adoxoides*.

Trollius L. [P 1, 2] 12, 19, 39, 40, 42—44, 52.
Tr. asiaticus L. 39, *Tr. europaeus* L. 23*, 39. *Tr. laxus* Salisb. (40). *Tr. Ledeburi* Reichb. (40). *Tr. lilacinus* Bunge (39). *Tr. patulus* Salisb. (40). *Tr. pumilus* Don. (40). *Tr. palmatus* Baill. (58). (vgl. *Calathodes* u. *Hegemone*.)

Xanthorrhiza l'Hérit. [A 6] 39, 41, 47, 48.

ABHANDLUNGEN

DER

K. K. ZOOL.-BOTAN. GESELLSCHAFT IN WIEN.

HERAUSGEGEBEN VON DER GESELLSCHAFT.

REDIGIERT VON

A. HANDLIRSCH,
K. U. K. KUSTOS AM NATURHISTORISCHEN HOFMUSEUM.

BAND IV.

MIT 2 KARTEN UND 66 ABBILDUNGEN IM TEXT.

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1909.

Inhaltsverzeichnis.

Heft 1.

Seite

Janchen, Erwin, *Helianthemum canum* (L.) Baumg. und seine nächsten Verwandten. (Aus dem Botanischen Institut der Universität Wien) . . . . . 1—68

Heft 2.

Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Oesterreichs. IV. von Hayek, August, Die Sanntaler Alpen (Steiner Alpen). Mit 14 Abbildungen und einer Karte in Farbendruck . . . . 1—174

Heft 3.

Karny, H., Revisio Conocephalidarum. Mit 21 Textfiguren . . . 1—114

Heft 4.

Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Oesterreichs. V. Nevole, Johann, Das Hochschwabgebiet in Obersteiermark. Mit 7 Abbildungen und einer Karte in Farbendruck . . . . 1—42

Heft 5.

Schrödinger, Rudolf, Der Blütenbau der zygomorphen Ranunculaceen und seine Bedeutung für die Stammesgeschichte der Helleboreen. Mit 95 Originalzeichnungen in 24 Textfiguren . . 1—63

THE LIBRARY OF THE
APR 17 1940
UNIVERSITY OF ILLINOIS

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Leuchtende Pflanzen.

Eine physiologische Studie.

Von Professor Dr. **Hans Molisch,**
Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts der K. K. Universität Prag.

Mit 2 Tafeln und 14 Textfiguren.

1904. Preis: 6 Mark.

Morphologie und Biologie der Algen.

Von Dr. **Friedrich Oltmanns,**
Prof. der Botanik an der Universität Freiburg i. Br.

Erster Band: **Spezieller Teil.**

Mit 3 farbigen und 473 schwarzen Abbildungen im Text.
1904. Preis: 20 Mark.

Zweiter Band: **Allgemeiner Teil.**

Mit 3 Tafeln und 150 Abbildungen im Text.
1905. Preis: 12 Mark.

Botanische Zeitung Nr. 23 v. 1. Dez. 1904, Jahrg. 62.

Eine umfassende Darstellung der Morphologie der Algen war seit langer Zeit ein Bedürfnis. Die Literatur, deren wichtigste Erscheinungen bei jedem Kapitel in einem Anhang folgen, ist sehr vollständig zusammengetragen und durch eine Fülle von Abbildungen, unter denen eine ganze Reihe von Originalen sind, wird der Text erläutert. Die Behandlung des Stoffes ist klar und durchsichtig und das ganze Buch ist in einem frischen Ton geschrieben.

Untersuchungen
über
Reizerscheinungen bei den Pflanzen.

Mit Berücksichtigung der Einwirkung von Gasen und der geotropischen Reizerscheinungen.

Von **Warwara Polowzow.**

Mit 11 Abbildungen und 12 Kurven im Text.

1908. Preis: 6 Mark.

Praktikum für morphologische und systematische Botanik.

Hilfsbuch bei praktischen Uebungen und Anleitung zu selbständigen Studien in der Morphologie und Systematik der Pflanzenwelt.

Von Professor Dr. **Karl Schumann,**
weil. Kustos am Kgl. botan. Museum und Privatdozent an der Universität zu Berlin.

Mit 154 Figuren im Text.
1904. Preis: 13 Mark, geb. 14 Mark.

UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
3 0112 107993369

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde.

Charakteristik der in Mitteleuropa heimischen und im Freien angepflanzten angiospermen Gehölz-Arten und Formen mit Ausschluss der Bambuseen und Kakteen.

Von **Camillo Karl Schneider.**

Erscheint in Lieferungen zum Preise von je 4 Mark. — Bisher erschienen 8 Lieferungen.

Vollständig wurde Bd. I. (Lief. 1—5). Mit 460 Abbildungen im Text. 1906. Preis: 20 Mark, geb. 22 Mark 50 Pf.

Biologische und morphologische Untersuchungen für Wasser- und Sumpfgewächse.

Von Prof. Dr. **Hugo Glück** in Heidelberg.

Erster Teil:

Die Lebensgeschichte der europäischen Alismaceen.

Mit 25 Textfiguren und 7 lithographischen Doppeltafeln.

1905. Preis: 20 Mark.

Zweiter Teil:

Untersuchungen über die mitteleuropäischen Utricularia-Arten; über die Turionenbildung der Utricularia-Arten; über die Turionenbildung bei Wasserpflanzen, sowie über Ceratophyllum.

Mit 28 Textfiguren und 6 lithographischen Doppeltafeln.

1905. Preis: 18 Mark.

Vorlesungen über Deszendenztheorien

mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage

gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden.

Von Dr. **J. P. Lotsy.**

Erster Teil.

Mit 2 Tafeln und 124 Textfiguren. 1906. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

Zweiter Teil.

Mit 13 Tafeln und 101 Textfiguren. 1908. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N.-F., Bd. V. Nr. 25:

Das Buch Lotsys ist besonders verdienstlich durch die Hervorkehrung der botanischen Tatsachen. Werke, die zur Begründung deszendenztheoretischer Ansichten vorwiegend zoologische Daten benutzen, sind zahlreich, während botanische Deszendenztheorien von dem Umfang der Lotsyschen Schrift noch nicht existieren. Der Botaniker wird dem Verfasser daher besonders Dank wissen.

Zur Biologie des Chlorophylls.

Laubfarbe und Himmelslicht. Vergilbung und Etiolement.

Von **Ernst Stahl.**

Mit einer lithographischen Tafel und 4 Abbildungen im Text.

1909. Preis: 4 Mark.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) Jena. — 3607